

SÉRIE A, N° 877

N° D'ORDRE : 1691

THÈSES

PRÉSENTÉES

A la Faculté des Sciences de l'Université de Paris

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

P. BUGNON

Chef des Travaux pratiques de Botanique à la Faculté des Sciences de Caen

1^{re} THÈSE. — LA FEUILLE CHEZ LES GRAMINÉES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **4 JUIL** 1921 devant la Commission d'examen

MM. G. BONNIER *Président.*

GENTIL
HÉROUARD } *Examineurs*

CAEN

IMPRIMERIE E. LANIER, 31, BOULEVARD BERTRAND

1921

SÉRIE A, N° 877

N° D'ORDRE : 1691

THÈSES

PRÉSENTÉES

A la Faculté des Sciences de l'Université de Paris

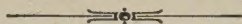
POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

P. BUGNON

Chef des Travaux pratiques de Botanique à la Faculté des Sciences de Caen



1^{re} THÈSE. — LA FEUILLE CHEZ LES GRAMINÉES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le — 4 JUIL — 1921 devant la Commission d'examen



MM. G. BONNIER *Président.*

GENTIL
HÉROUARD } *Examineurs*



CAEN

IMPRIMERIE E. LANIER, 31, BOULEVARD BERTRAND

1921

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen MOLLIARD, *Professeur*. Physiologie végétale.

Doyen honoraire P. APPELL.

Professeurs honoraires . } P. PUISEUX.
VÉLAIN.
BOUSSINESQ.
BOUTY.

Professeurs } LIPPMANN. Physique.
E. PICARD. Analyse supérieure et algèbre supérieure.
Gaston BONNIER. Botanique.
KÖENIGS. Mécanique physique et expérimentale.
GOURSAT. Calcul différentiel et calcul intégral.
HALLER. Chimie organique.
JOANNIS. Chimie (Enseignement P. C. N.).
JANET. Electrotechnique générale.
WALLERANT. Minéralogie.
ANDOYER. Astronomie.
PAINLEVÉ. Mécanique analytique et mécanique céleste.
HAUG. Géologie.
H. LE CHATELIER. Chimie générale.
Gabriel BERTRAND. Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE. Physique générale.
CAULLERY. Zoologie (Evolution des êtres organisés).
C. CHABRIÉ. Chimie appliquée.
G. URBAIN. Chimie minérale.
Emile BOREL. Calcul des probabilités et Physique mathém.
MARCHIS. Aviation.
Jean PERRIN. Chimie physique.
G. PRUVOT. Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
MATRUCHOT. Botanique.
ABRAHAM. Physique.
CARTAN. Mécanique rationnelle.
Cl. GUICHARD. Géométrie supérieure.
LEBESGUE. Application de l'analyse à la géométrie.
LAPICQUE. Physiologie.
GENTIL. Géographie physique.
VESSIOT. Calcul différentiel et calcul intégral.
COTTON. Physique théorique et Physique céleste.
DRACH. Mathématiques générales.
C. FABRY. Physique.
Charles PÉREZ. Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
N..... Histologie.

LEDUC. Physique.
HÉROUARD. Zoologie.
LÉON BERTRAND. Géologie.
Rémy PERRIER. Zoologie (Enseignement P. C. N.).
LESPIEAU. Chimie.
SAGNAC. Physique (Enseignement P. C. N.).
RABAUD. Biologie générale.
PORTIER. Physiologie.
BLAISE. Chimie organique.
PÉCHARD. Chimie (Enseignement P. C. N.).

Secrétaire Daniel TOMBECK.

LA FEUILLE CHEZ LES GRAMINÉES

PAR

PIERRE BUGNON

Chef des Travaux pratiques de Botanique à la Faculté des Sciences de Caen

Professeur-suppléant d'Histoire naturelle à l'Ecole préparatoire de Médecine et de Pharmacie de Caen

A mon premier maître, M. Louis VERNIER, alors Instituteur à Grand-Charmont (Doubs), qui m'apprit à utiliser une flore, qui me fit constituer mon premier herbier et me donna le goût de la botanique ;

A celui qui m'en donna la passion, M. le Dr Antoine MAGNIN, alors Professeur de botanique à la Faculté des Sciences de Besançon, et dont les herborisations du dimanche restent le meilleur souvenir de mes années d'étudiant ;

A la mémoire de mon regretté maître, Octave LIGNIER, alors Professeur de botanique à la Faculté des Sciences de Caen, qui m'assura les moyens d'effectuer ces recherches en m'appelant à devenir son collaborateur, et qui leur imprima leur caractère propre par l'influence profonde de son esprit résolument transformiste, où la minutie et la rigueur dans l'analyse s'alliaient heureusement à la hardiesse dans la synthèse ;

Hommage reconnaissant.

Pierre BUGNON.

J'adresse ici l'expression de ma vive gratitude à tous ceux qui ont bien voulu s'intéresser directement à mes recherches et m'accorder, en quelque manière, leur concours, notamment à M. HOUARD, Professeur de botanique à la Faculté des Sciences, Directeur de l'Institut et du Jardin botaniques de Strasbourg, qui dirigeait l'Institut botanique de Caen au moment où ce travail fut entrepris ; à M. GUIGNARD, Membre de l'Institut, Professeur de botanique à la Faculté de Pharmacie de Paris, qui présenta à l'Académie des Sciences quelques-uns des premiers résultats de mes observations ; à M. R. VIGUIER, Professeur de botanique à la Faculté des Sciences de Caen, auquel je suis particulièrement redevable d'avoir pu disposer d'un microscope binoculaire, qui voulut bien suivre de très près mon travail et me faire profiter de ses critiques ; à M. Gaston BONNIER Membre de l'Institut, Professeur de botanique à la Sorbonne, qui me témoigna beaucoup de bienveillance lorsque je soumis ma thèse à son appréciation ; à M. BIGOT, Doyen de la Faculté des Sciences de Caen, Professeur de géologie, et à M. MERCIER, Professeur de zoologie à la Faculté des Sciences de Caen, qui me dirigèrent avec la plus grande obligeance dans la préparation de ma deuxième thèse.

La Feuille chez les Graminées

DIVISION DU SUJET

INTRODUCTION.

Pages

- a) Evolution des idées sur les Monocotylédones. Problèmes principaux qui se posent actuellement à leur sujet..... 7
- b) Les Graminées sont-elles des Monocotylédones ? Idée directrice de mes recherches..... 9

PREMIÈRE PARTIE.

La feuille dans l'appareil végétatif des Graminées

Chapitre I ^{er} . — Données morphologiques classiques.....	11
Chapitre II. — Historique de la question	12
a) Aperçu historique sur l'étude de la feuille en général	12
b) Exposé historique concernant la feuille des Graminées.....	14
1. — Interprétations morphologiques.....	14
a) Limbe	14
b) Gaine	16
c) Pétiole	16
d) Ligule	16
e) Préfeuille	18
2. — Données ontogéniques	19
3. — Essais phylogéniques.....	21
4. — Recherches anatomiques générales	22
c) Conclusions relatives aux nouvelles recherches à entreprendre	23
Chapitre III. — Technique.....	24
Chapitre IV. — La feuille dans l'appareil végétatif du <i>Dactylis glomerata</i>	26
a) Raisons motivant le choix de cette espèce comme premier sujet d'étude.	26
b) Données de morphologie foliaire.....	26

1. — Variations dans les dimensions relatives des feuilles et de leurs parties. Importance de la désignation précise des feuilles .	26
2. — Caractères morphologiques principaux des différentes parties de la feuille et leurs variations	27
a) Limbe	27
b) Gaine et ligule	28
c) Préfeuille.....	29
c) Ontogénie foliaire	31
d) Anatomie ontogénique	34
1. — Différenciation de l'appareil conducteur libéroligneux foliaire..	34
2. — Loi d'apparition des cordons procambiaux. Constitution de l'arc foliaire.....	38
3. — Différenciation ultérieure des cordons procambiaux	42
4. — Origine et constitution de la ligule.....	44
5. — Variations dans l'organisation libéroligneuse des feuilles	46
6. — Structure et valeur morphologique de la préfeuille	48
e) Conclusions du chapitre IV	50
Chapitre V. — La feuille dans l'appareil végétatif de divers types de Graminées, comparés au type Dactylis..	51
a) Morphologie foliaire comparée	52
1. — Base du limbe.....	52
a) Pétiole	52
b) Appendices latéraux.....	52
2. — Gaine et ligule	54
a) Fréquence relative des gaines fermées chez les Graminées ..	54
b) Gainés mixtes.....	55
c) Rapports des gaines ouvertes et des gaines fermées	57
d) Gainés ouvertes	57
e) Ligule.....	58
f) Ligule dorsale.....	58
b) Organisation libéroligneuse foliaire considérée dans ses traits essentiels.	59
1. — Dans le limbe.....	59
2. — Dans la gaine et la ligule	61
c) Conclusions du chapitre V	63
Chapitre IV. — Conclusions de la première partie.....	65

DEUXIÈME PARTIE.

La feuille dans l'inflorescence des Graminées

Chapitre I ^{er} . — Données classiques actuelles.....	66
Chapitre II. — Discussion générale des homologues admises pour les bractées des Graminées	67
a) Importance comparée de la ligule dans les feuilles de l'appareil végétatif et de la partie considérée comme ligule dans les bractées de la même espèce.....	67
b) Caractères comparés de la gaine dans les feuilles de l'appareil végétatif et de la partie considérée comme gaine dans les bractées de la même espèce.....	68

c) Caractères des feuilles intermédiaires entre les feuilles de l'appareil végétatif et les glumes et glumelles.....	69
d) Caractères de la nervation des bractées qui sont aristées en-dessous du sommet.....	69
Chapitre III. — Conclusions de la discussion précédente.....	70
a) Conclusions s'appliquant à toutes les bractées des Graminées.....	70
b) Conclusions particulières aux glumes et à la glumelle supérieure.....	71
1. — Glumes	71
2. — Glumelle supérieure.....	72
Chapitre IV. — Constitution de l'arc foliaire des bractées. Conclusions relatives au type primitif d'organisation de l'appareil conducteur foliaire	72
Chapitre V. — Comparaison de la feuille graminéenne avec celle des Dicotylédones	73
a) Rapports entre l'organisation de l'appareil conducteur foliaire des Graminées et celle des écailles pérulaires et des bractées des Dicotylédones	73
b) Rapports entre le développement ontogénique des mêmes feuilles	74
c) Conséquences du mode de développement sur la morphologie et l'anatomie des feuilles	74
d) Homologies des diverses parties de la feuille des Graminées.....	75
e) Rapports phylogéniques entre les feuilles des Graminées et celles des Dicotylédones.....	76
Chapitre VI. — Stades probables de l'évolution morphologique de la feuille graminéenne.....	77

TROISIÈME PARTIE.

La feuille dans l'embryon des Graminées

Chapitre I ^{er} . — Données morphologiques classiques sur l'embryon des Graminées.	79
a) Morphologie de l'embryon dans le grain mûr.....	81
b) Morphologie de l'embryon pendant la germination.....	82
Chapitre II. — Théories interprétatives de la feuille cotylédonaire des Graminées.	83
Chapitre III. — Choix entre ces théories.....	84
a) La piléole est-elle une feuille, la troisième de la plante ?.....	84
b) Le lobule peut-il être la deuxième feuille de la plante ?	84
c) L'existence possible du mésocotyle s'oppose-t-elle à ce qu'on puisse considérer la piléole comme une partie de la feuille cotylédonaire dont l'écusson serait l'autre partie ?	84
d) Conclusions du chapitre III.....	85
Chapitre IV. — Discussion des homologies attribuées aux différentes parties de l'embryon graminéen dans la théorie qui rapporte au cotylédon fonctionnel la piléole et l'écusson	85
a) Le lobule.....	85
1. — Le lobule est-il l'homologue des appendices de la base du limbe dans la feuille végétative ?.....	85
2. — Le lobule est-il une dépendance de la coléorhize ?.....	86
3. — Le lobule, feuille cotylédonaire atrophiée	87

b) Le cotylédon fonctionnel.....	88
1. — Les théories.....	88
2. — Critique de la théorie d'Ethel Sargent et Agnès Arber.....	90
a) Structure du sommet des faisceaux libéroligneux piléolaires.	90
b) Apparence double des faisceaux libéroligneux cotylédonaire.....	90
c) Rapports ontogéniques des faisceaux libéroligneux de l'écusson et de la piléole.....	93
Chapitre V. — Morphologie ontogénique de l'embryon des Graminées et anatomie ontogénique de son appareil conducteur.....	94
a) Technique.....	94
b) Faits observés.....	95
c) Conclusions du chapitre V.....	96
Chapitre VI. — Conclusions de la troisième partie.....	97
CONCLUSIONS GÉNÉRALES.....	99
Index bibliographique.....	104

INTRODUCTION

a) Evolution des idées sur les Monocotylédones. Problèmes principaux qui se posent actuellement à leur sujet

Après que le botaniste anglais J. Ray, à la fin du xvii^e siècle, eut attribué une importance primordiale pour la classification des végétaux au caractère tiré du nombre des cotylédons, après que A.-L. de Jussieu (1789) l'eut utilisé comme caractère **primaire** dans sa **méthode naturelle**, la valeur, en tant que groupes naturels, des deux embranchements des Monocotylédones et des Dicotylédones créés par cet auteur, fut pendant longtemps admise sans conteste et il faut arriver jusqu'à la période actuelle pour la voir remettre nettement en question.

La tendance qui prévalut d'abord fut même de chercher à accentuer l'opposition entre les deux groupes, tenus comme foncièrement différents, les Monocotylédones étant d'ailleurs considérées comme les plus primitives, parce que d'organisation apparemment plus simple.

C'est ainsi que A.-P. de Candolle (1819) trouva dans l'interprétation de leur organisation anatomique, révélée par les recherches de Daubenton (1797) et de Desfontaines (1798), l'occasion d'opposer les deux groupes par deux termes nouveaux, ceux d'Exogènes et d'Endogènes, auxquels il accordait une valeur aussi générale qu'à ceux de Dicotylédones et de Monocotylédones. Tandis que la tige des Dicotylédones, ou Exogènes, s'accroît en épaisseur par apposition de bois nouveau à l'extérieur du bois précédemment formé, celle des Monocotylédones, ou Endogènes, se serait accrue par adjonction de nouveau bois à l'intérieur de l'ancien. Toutefois, les travaux de Mohl (1824) montrèrent, peu après, le mal fondé d'une telle interprétation ; mais les termes qui la consacraient étaient encore usités trois-quarts de siècle après leur création (Henslow, 1893).

La présence ou l'absence d'un cambium, et des formations libéroligneuses secondaires qui en dérivent, permit de continuer à opposer les Dicotylédones, pourvues de faisceaux libéroligneux dits ouverts, aux Monocotylédones, dont les faisceaux libéroligneux étaient dits fermés. Mais, depuis près d'un demi-

siècle, on a multiplié les indications relatives à l'existence d'un cambium dans les faisceaux des Monocotylédones et Chauveaud (1919) s'est cru autorisé à intituler une note récente à ce sujet : Les Monocotylédones et les Dicotylédones possèdent le même type vasculaire.

De même qu'on tend maintenant à diminuer l'importance des différences anatomiques présentées par les deux groupes dans leur ensemble, de même, on cherche à établir que la distinction fondamentale, créée sur le nombre des cotylédons, n'a pas la valeur profonde qu'on lui avait tout d'abord accordée et que, peut-être même, cette différence est plus apparente que réelle.

On a cité d'assez nombreux cas de Dicotylédones pourvues d'un seul cotylédon.

D'autre part, pour Ethel Sargent et son école, le cotylédon des Monocotylédones n'est unique qu'en apparence ; ce serait un cotylédon double, équivalent aux deux cotylédons soudés des Dicotylédones. Cette assimilation a permis à Ethel Sargent (1903) d'édifier une théorie d'ensemble sur l'origine des Monocotylédones à partir des Dicotylédones. Pour Hill (1906), cependant, la réduction à un du nombre des cotylédons a pu se faire par un procédé tout autre que la **syncotylie**. Les faits qu'il a observés chez certaines espèces de Pipéracées du genre *Peperomia* l'ont conduit à formuler sa théorie du passage de l'état dicotylédoné à l'état monocotylédoné par **hétérocotylie** : l'un des cotylédons subit soit une transformation graduelle en feuille végétative ordinaire qu'on finit par ne plus distinguer des suivantes, soit une atrophie progressive pouvant aller jusqu'à la disparition totale. Ainsi, tous les états intermédiaires pourraient exister entre les Dicotylédones vraies et les Monocotylédones les plus typiques.

Quoi qu'il en soit de ces processus de transformation, de nombreux auteurs sont donc arrivés, de nos jours, à considérer les Monocotylédones comme étroitement apparentées aux Dicotylédones dont elles seraient dérivées ; leur simplicité d'organisation n'est plus regardée par eux que comme le résultat d'une simplification secondaire. L'homogénéité et l'unité de la classe sont même fortement mises en cause et Lotsy (1911), entr'autres, la morcelle en deux séries distinctes, chacune d'elles étant étudiée à la suite du groupe de Dicotylédones dont elle est supposée descendre.

La morphologie comparée des feuilles dans les deux classes, qui a servi, elle aussi, dans la discussion des rapports de parenté entre Monocotylédones et Dicotylédones, a conduit également à des opinions contradictoires dont Domin (1911) a récemment retracé l'histoire.

Les principales questions en litige pour lesquelles, comme on vient de le voir, on a proposé des solutions en sens très divers, peuvent donc se résumer comme suit : les Monocotylédones et les Dicotylédones forment-elles deux groupes nettement distincts, sans liens directs de parenté, ayant évolué parallèlement, ou présentent-elles au contraire des rapports phylogéniques étroits ? Si l'on admet cette dernière hypothèse, les Monocotylédones sont-elles plus primitives que les Dicotylédones, comme on l'a cru tout d'abord, ou en

sont-elles au contraire dérivées, comme on le pense le plus généralement maintenant ? Comment, dans les deux cas, a pu s'effectuer le passage d'un type à l'autre, et spécialement en ce qui concerne la variation dans le nombre des cotylédons ? Cette dernière question est corrélative de cette autre : quelle est, en fait, la valeur du cotylédon unique des Monocotylédones par rapport aux deux cotylédons des Dicotylédones ?

C'est avec la préoccupation de ces problèmes généraux que je me suis attaché à l'étude particulière de la famille des Graminées, qui offre d'ailleurs le cas le plus controversé à cet égard.

b) Les Graminées sont-elles des Monocotylédones ?

Idée directrice de mes recherches

Les Graminées présentent, de la façon la plus typique, les caractères généraux des Monocotylédones et, cependant, les deux opinions contraires s'affrontent toujours au sujet du nombre de cotylédons que présente leur embryon.

Ethel Sargent (1915), dans un travail fait en collaboration avec Agnès Arber, et consacré spécialement à la famille des Graminées, a cru pouvoir interpréter ce cas d'après sa formule générale.

Par contre, Van Tieghem (1897), l'un de ceux qui ont reconnu un deuxième cotylédon plus ou moins atrophié chez nombre de Graminées, n'hésita pas à détacher la famille entière de la classe des Monocotylédones pour la ranger dans une classe intermédiaire des Anisocotylées.

Parmi ceux qui laissent les Graminées dans les Monocotylédones, il en est d'ailleurs, comme Lotsy (1911), qui ne les considèrent pas moins comme hétérocotylées.

Le problème est ardu ; il a exercé déjà la sagacité d'une foule d'observateurs, et des plus réputés : fait remarquable, un savant de la valeur de Van Tieghem a pu lui trouver successivement deux solutions contradictoires (1872 et 1897). Ce problème paraît d'ailleurs, ainsi que Celakovsky (1897) le rappelait, avoir été étudié sous toutes ses faces et par toutes les méthodes. Si j'ai cru pouvoir y apporter quelque lumière en l'abordant à mon tour, c'est qu'il m'a semblé qu'un fait important n'avait pas été pris suffisamment en considération.

Pour interpréter le cotylédon, généralement considéré comme une feuille embryonnaire, on cherche à le rapporter au type foliaire de la plante, type dont on regarde habituellement la feuille végétative comme l'expression la plus parfaite. Ainsi, Van Tieghem (1872) homologuait la pièce embryonnaire appelée écusson avec le limbe de la feuille végétative et l'organe appelé piléole avec la ligule. Lotsy (1911) adopte la même façon de voir. Ethel Sargent et Agnès Arber (1915) arrivent à cet égard à des conclusions voisines de celles de

Van Tieghem ; pour elles, la piléole serait peut-être équivalente à une paire de stipules.

Or, le terme de comparaison, dont dépend évidemment la valeur de celle-ci, est-il lui-même bien connu et correctement interprété ? Quoi qu'en ait dit Celakovsky (1897) (1), il suffit de faire l'étude bibliographique que cette question comporte pour se rendre compte que la feuille des Graminées, comme d'ailleurs celle des Monocotylédones en général, a fait et fait encore l'objet d'interprétations discordantes.

Quel en est le plan fondamental ? Quelles variations ce plan éprouve-t-il dans les feuilles diversement spécialisées ? Quelles homologues peut-on établir entre la feuille graminéenne et les feuilles des Dicotylédones ? Peut-on en déduire quelque hypothèse plausible sur son origine évolutive et par conséquent sur les rapports phylogéniques de la famille ?

Trouver une réponse à ces questions encore en suspens, tel a été le but précis que je me suis proposé.

(1) P. 137 : Das Laubblatt der Gräser ist uns bekannt und nach seiner Zusammensetzung vollkommen verständlich ».

PREMIÈRE PARTIE

La feuille dans l'appareil végétatif des Graminées

CHAPITRE I^{er}. — DONNÉES MORPHOLOGIQUES CLASSIQUES

La famille des Graminées, comme tous ses monographes s'accordent à le faire remarquer, se présente comme l'une de plus homogènes du règne végétal, bien que ce soit l'une des plus vastes et l'une des plus répandues. L'adaptation à des conditions écologiques très diverses n'a pas entraîné, dans l'aspect d'ensemble, des différences telles qu'on ne puisse reconnaître au premier coup d'œil le type graminéen.

Cette homogénéité est due, pour une grande part, aux caractères de l'appareil végétatif aérien et surtout à ceux de la feuille ; au point que l'observation vulgaire, qui sait cependant distinguer par les caractères de la feuille les espèces d'un même genre dans beaucoup d'autres familles, ne voit que « de l'herbe » dans les nombreux genres de Graminées qui croissent en société pour former le fond de la végétation de nos prairies.

Suivant la description classique actuelle, telle qu'elle est exposée, par exemple, par Hackel (1887), par Van Tieghem (1891), par Wettstein (1901-1908), par Lotsy (1911), les feuilles des Graminées, alternant sur la tige de façon à constituer deux rangées opposées, comprennent : 1° un **limbe** entier, ayant l'aspect d'un ruban plus ou moins long parcouru par des nervures parallèles ; 2° une **gaine** entourant complètement la tige. Cette gaine peut être ouverte sur toute sa longueur, et alors ses deux bords se recouvrent ; moins souvent, elle est fermée. La gaine semble fréquemment se prolonger autour de la tige, au-dessus du niveau d'insertion du limbe, en une collerette plus ou moins développée qu'on nomme **ligule**. Rarement, comme chez les Bambous (*Bambusa*), le limbe présente à sa base une portion rétrécie plus ou moins

allongée qu'on qualifie de **pétiole**. Les proportions relatives de la gaine et du limbe varient suivant la position occupée par la feuille sur la tige ; les premières feuilles d'un rameau ont fréquemment un limbe très réduit ; la pièce foliaire qui occupe la base du rameau affecte même en général une forme si particulière qu'on la désigne par le nom spécial de **préfeuille**.

On pourrait penser que la feuille des Graminées, sujet d'étude connu de tout temps, qu'on peut avoir à sa disposition partout et toujours, paraissant d'ailleurs d'organisation générale très simple, a reçu depuis longtemps une interprétation d'ensemble exempte de toute controverse. Il n'en est rien cependant, comme on va le voir par l'exposé des discussions auxquelles elle a donné lieu. Cet exposé historique doit être conçu dans un sens très large, attendu que la feuille des Graminées, parce qu'elle fut toujours le matériel d'étude le plus facile à se procurer, servit dans la plupart des recherches sur la feuille en général.

CHAPITRE II. — HISTORIQUE DE LA QUESTION

a) *Aperçu historique sur l'étude de la feuille en général*

Ceux (1) qui ont voulu retracer l'histoire des progrès des sciences biologiques dans l'une ou l'autre de leurs branches, en s'appliquant à pénétrer la philosophie de l'élaboration scientifique, ont pu ramener la variété complexe des contributions de toutes les époques à quelques grands courants d'œuvres qui s'apparentent, parce que la diversité des chercheurs se laisse elle-même réduire à quelques types fondamentaux de l'esprit humain.

Les innombrables travaux relatifs à la feuille peuvent ainsi être rapportés à deux genres d'esprits différents, en quelque manière pourrait-on dire opposés, et qui ont pour caractères dominants : les uns, de se préoccuper surtout des différences, de créer des discontinuités, de se donner comme fin l'observation des effets et leur distribution en classes ; les autres, de scruter plutôt les ressemblances, d'établir la continuité, de ne voir dans les effets que des moyens pour découvrir les causes qui les relient.

Tandis que les premiers, que nous appellerons pour abrégé des esprits analytiques, se consacraient à multiplier les catégories dans l'infinie variété de la morphologie foliaire, les autres, que nous désignerons par opposition des

(1) Exemples : Houssay (F.), *Nature et Sciences naturelles*, Paris, 1903.

Vuillemin (P.), *Les Champignons*, Paris, 1912.

esprits synthétiques, s'ingéniaient à généraliser la notion de feuille et à l'étendre à des organes regardés tout d'abord comme bien différents et nommés comme tels : les sépales, les pétales, les étamines, les carpelles devenaient de simples feuilles florales ; les cotylédons n'étaient plus que des feuilles embryonnaires, etc. Le nom de Goethe est resté particulièrement attaché à cette généralisation.

Les uns, attirés surtout par les feuilles les plus hautement différenciées, furent portés, par là-même, à considérer la feuille, relativement à la tige, comme une entité distincte, qui méritait par conséquent d'être étudiée comme un système indépendant, avec une méthode et une terminologie particulières. Ils choisirent tout naturellement pour type idéal de feuille une feuille dite complète, comprenant elle-même un certain nombre d'entités de second ordre, telles que : limbe, gaine, pétiole, stipules, auxquelles ils attribuèrent une individualité propre. Le but ultime de leurs recherches fut dès lors de distinguer ces parties, ou leurs équivalents morphologiques, dans toutes les feuilles où elles n'apparaissaient pas avec évidence de prime abord. A cet égard, les feuilles des Monocotylédones, et celle des Graminées plus particulièrement, qui s'écartent souvent beaucoup du type idéal, ont été pour eux l'objet de nombreuses tentatives d'interprétation dont nous aurons l'occasion de suivre le détail ultérieurement.

Cependant que les autres, portant au contraire leurs investigations sur les feuilles des plantes regardées unanimement comme les plus primitives, arrivaient à la conclusion que feuille et tige ne sont pas deux organes irréductibles l'un dans l'autre, mais qu'ils doivent dériver tous deux d'une spécialisation évolutive réciproque à partir d'un corps rameux indifférencié, et qu'il faut donc appliquer à tous deux la même méthode d'étude et une terminologie concordante (Bower, 1884). Bower ne fit d'ailleurs qu'énoncer cette conception et même il l'abandonna par la suite ; il la repousse encore dans un travail récent (1916). Elle fut néanmoins reprise, développée et étayée sur de nombreux faits, notamment par Potonié (1897), Hallier (1903), Lignier (1903), Tansley (1908), etc. L'effort de synthèse le plus profond paraît avoir été fait par Lignier, qui exposa (1908) une théorie d'ensemble relativement à l'évolution de la feuille depuis ses origines ; elle peut être désignée sous le nom de théorie du **mériphyte** et être résumée ainsi : chez les plantes vasculaires les plus primitives, l'appareil végétatif aérien devait ressembler à celui des Lycopodées actuelles et comprendre des tiges à ramification dichotome, portant des feuilles petites, nombreuses, de forme et d'organisation très simples. Si, dans les dichotomies successives de la tige, l'une des branches devenait prépondérante, elle tendait à se placer dans le prolongement de la portion précédente et à faire paraître l'autre comme insérée latéralement sur elle, comme un appendice par rapport à un axe. Ce fait est frappant chez nos Sélaginelles actuelles. Une conséquence de l'appendicularisation de certaines branches fut leur tendance à perdre plus tôt leur capacité de se ramifier par le sommet et à prendre une forme et une structure dorsiventrals. C'est à un tel appendice dorsiventralisé

que Lignier a appliqué le nom de **mériphyte** et c'est de lui qu'il fait dériver la feuille des plantes vasculaires plus évoluées. Il nomme **cauloïdes** les tiges des Lycopodinéés et **phylloïdes** leurs feuilles, qui auraient disparu au cours de l'évolution sans laisser de traces. Pour obtenir une feuille à partir d'un mériphyte, il suffit d'admettre la disparition des phylloïdes et leur remplacement physiologique par les terminaisons mériphytaires cladodifiées qui auraient constitué les premières pinnules. Des Filicinéés très anciennes, comme le *Stauropteris Oldhamia* Binney par exemple, offriraient assez bien le type mériphytaire primitif. Dans les Filicinéés actuelles, la dichotomie des nervures serait le reliquat de la dichotomie initiale des cauloïdes mériphytaires.

L'évolution générale de la feuille se serait donc faite à partir d'un organe puissant, complexe, véritable branche ramifiée, pour se simplifier peu à peu par suite de la perte progressive de la puissance de ramification de son sommet végétatif.

Lignier n'a d'ailleurs pas recherché les conséquences de sa théorie dans l'application qu'on en peut faire aux Angiospermes.

C'est une conception opposée, à laquelle nous pouvons attribuer le nom de théorie de la **gamophyllie**, que Vuillemin (1886 et 1887) soutint d'abord pour l'ensemble des plantes vasculaires.

L'auteur y fait jouer le rôle principal aux feuilles que Lignier nomma plus tard phylloïdes. C'est l'association, la **gamophyllie** des phylloïdes, dont l'un des premiers stades serait représenté par la gaine des Equisétinéés, qui serait l'origine des progrès futurs de la feuille. Que l'une des pièces associées devienne prédominante, et la gaine primordiale pourra se transformer en une feuille à nervures parallèles, mais pourvue d'une nervure médiane, comme en possèdent les Monocotylédones. Cette feuille agrégée n'a plus qu'à se compliquer dans sa forme, en perdant son premier mode de nervation, pour aboutir aux feuilles hautement différenciées des Dicotylédones.

Vuillemin (1915) se rangea finalement à l'avis de Lignier pour ce qui concerne la feuille des Gymnospermes, mais il maintint sa théorie pour la feuille des Angiospermes.

Nous aurons par la suite à prendre position vis-à-vis de ces deux théories.

b) *Exposé historique concernant la feuille des Graminées*

1. — INTERPRÉTATIONS MORPHOLOGIQUES

a) *Limbe*

Si l'on a depuis longtemps appliqué aux parties essentielles de la feuille des Graminées les termes de limbe et de gaine, ce n'est pas cependant sans avoir constaté les différences profondes d'organisation qui séparent cette feuille, comme celle des Monocotylédones en général, de la feuille typique des Dicotylédones.

Les ouvrages classiques opposent, en effet, la feuille à nervation habituellement parallèle des Monocotylédones à la feuille des Dicotylédones, dont le limbe présente généralement une nervation palmée ou pennée. Il est vrai que Gabelli (1895) a prétendu que la nervation foliaire de beaucoup de Monocotylédones, et celle des Graminées en particulier, n'est pas véritablement parallèle, mais qu'elle ne constitue qu'un mode du type palmé. Cette assertion paraît d'ailleurs n'avoir eu que très peu d'écho.

Quoi qu'il en soit, à côté des nombreux auteurs qui affirment, ou qui admettent implicitement, l'homologie de tous les limbes foliaires, quel que soit leur mode de nervation, il en est d'autres qui ont, au contraire, proclamé que le mode de nervation parallèle ne pouvait être présenté par un vrai limbe.

C'est ainsi que Naudin (1842), étendant la notion de **phyllode** créée par de Candolle (1827), s'exprime comme suit (p. 360) : « On est donc autorisé à considérer les feuilles à nervures parallèles de la plupart des Monocotylédones comme de simples pétioles sans limbe, et ce qui semblerait le prouver, c'est que quelques Monocotylédones, telles que les *Arum*, les *Smilax*, etc..., présentent des feuilles qui rappellent, par leur forme et leur nervation, celle des Dicotylédones et ont, par conséquent, un véritable limbe, tandis que ces feuilles imparfaites que chez un assez grand nombre de Dicotylédones on a appelées phyllodes, ne sont que des feuilles arrêtées au premier degré de développement, absolument comme celle des Graminées ».

Henslow (1893 et 1911) soutient, d'un point de vue tout différent, la même opinion que Naudin.

De Candolle (1827) cependant, tout en étant d'avis que les feuilles de certaines Monocotylédones, telles que les jacinthes, les iris, devaient être regardées comme équivalentes à des pétioles, attribuait expressément aux Graminées un vrai limbe (p. 285 et 288).

Agnès Arber (1918) a repris récemment la théorie de de Candolle pour essayer de lui constituer une base anatomique. Elle ne traite pas spécialement des Graminées, mais elle admet que chez toutes les Monocotylédones actuellement pourvues d'un limbe, celui-ci est une production d'origine récente, que ce soit d'ailleurs un rappel du limbe des ancêtres dicotylédones ou une néoformation imitant seulement le limbe des Dicotylédones.

Enfin Clos (1875), au cours d'un travail consacré à la distinction des éléments morphologiques dans la feuille des Monocotylés, tire argument de l'existence d'un pétiole dans la feuille des Bambous pour dénommer pétio-limbe le limbe des Graminées, en admettant que ce limbe comprend toujours en puissance un pétiole et un limbe, lesquels ne seraient différenciés l'un par rapport à l'autre que chez les Bambous.

En résumé, quatre opinions différentes sont en présence pour interpréter le limbe des Graminées par rapport à la feuille des Dicotylédones : 1° c'est un limbe homologue de celui des Dicotylédones ; 2° c'est un limbe qui imite seulement celui des Dicotylédones ; 3° c'est un phyllode, c'est-à-dire l'homologue du pétiole de la feuille des Dicotylédones ; 4° c'est un pétio-limbe.

b) *Gaine*

Dans la feuille des Graminées, la gaine, qui d'habitude supporte le limbe sans en être séparée par une portion rétrécie comparable au pétiole de la feuille complète des Dicotylédones, a été considérée comme l'homologue de ce pétiole par nombre d'auteurs, entr'autres : Palisot de Beauvois (1812), A.-P. de Candolle (1827), Germain de Saint-Pierre (1870), Le Maout et Decaisne (1876).

Mais pour ceux qui, comme Clos (1875), assimilèrent à un pétiole la portion rétrécie de la base du limbe chez les Bambous, la gaine de ces plantes, limitée au sommet par la ligule, et par suite l'organe limité de la même façon chez toutes les autres Graminées, furent interprétés comme une gaine véritable, exactement homologue de celle des Dicotylédones. C'est l'interprétation classique actuelle.

Enfin, dans une troisième façon de voir, autrefois soutenue notamment par Kunth (1833-1850), Endlicher (1836-1850), Schleiden (1843), Trécul (1853) Cosson (1860), Duval-Jouve (1872), et plus récemment par Mansion (1897), Micheels (1900), Glück (1904), Volkart et Kirchner (1908), la gaine des Monocotylédones serait l'équivalent de stipules adnées, c'est-à-dire de stipules unies au pétiole sur une partie plus ou moins grande de leur longueur (stipules pétiolaires de Trécul), comme on en voit, par exemple, dans les *Rosa*, les *Anthyllis*, etc.

Ainsi, trois interprétations ont été formulées pour la gaine des Graminées : 1° c'est un pétiole engainant ; 2° c'est une gaine homologue de celle des Dicotylédones ; 3° c'est un pétiole bordé de deux stipules congrescentes avec lui.

c) *Pétiole*

C'est, d'après l'opinion courante, la partie rétrécie située à la base du limbe dans la feuille des Bambous qui, seule, mériterait le nom de pétiole, de telle sorte que la majorité des Graminées en seraient dépourvues.

Mais, de ce qui précède, il résulte que maints auteurs ont prétendu trouver, soit dans le limbe tout entier, soit dans la gaine, en totalité ou dans sa portion médiane seulement, l'organe qui serait véritablement homologue du pétiole des Dicotylédones. Le prétendu pétiole des Bambous ne serait donc, pour eux, qu'une faible portion du pétiole total représenté par le limbe ou la gaine.

d) *Ligule*

L'exposé des discussions auxquelles ont donné lieu le limbe et la gaine des Graminées laisse prévoir que la ligule, organe interposé entre les deux précédents, a été l'objet de maints essais d'interprétation.

L'opinion la plus répandue a été celle qui rapporte la ligule aux organes appelés stipules dans la feuille des Dicotylédones. Le Maout et Decaisne (1876), Celakovsky (1897), Domin (1911), etc., en ont fait l'équivalent d'une double stipule axillaire. Comme les stipules axillaires s'insèrent, par définition, dans l'aisselle de la feuille, A. de Saint-Hilaire (1840) crut supprimer toute difficulté d'assimilation en admettant que la ligule était seulement la partie libre d'une stipule axillaire conrescente par sa face dorsale avec la gaine, sur toute la longueur de celle-ci. Van Tieghem (1884), après avoir défini la ligule (p. 316) comme le résultat d'une « ramification du limbe à sa base, perpendiculairement à son plan », et après avoir opposé la ligule à une double stipule axillaire par l'orientation inverse des faisceaux libéroligneux du limbe et de la ligule, conclut cependant (p. 318) : « Entre une double stipule axillaire et une ligule comme celle des Graminées, il n'y a qu'une différence de hauteur d'insertion ; cette ligule est une sorte de double stipule exhaussée ». Vuillemin (1915) a déjà relevé cette contradiction. Pour ceux (Kunth, Endlicher, etc.) qui voient dans la gaine tout entière l'équivalent de stipules adnées, la ligule n'est plus que l'extrémité libre de celles-ci. D'une étude d'ensemble sur les stipules, Colomb (1887) tira les conclusions suivantes relativement à la signification de la ligule des Graminées : la ligule est un prolongement de la gaine, et ses faisceaux sont orientés comme ceux du limbe, contrairement à ce qu'avait écrit Van Tieghem. La ligule comprend trois régions d'après l'origine des faisceaux qui s'y rendent : une région engainante, une région stipulaire et une région axillaire ; suivant que l'une ou l'autre de ces régions manque, il en résulte ce qu'on appelle ailleurs stipules, stipule axillaire ; ces derniers organes ne seraient donc que des restes de ligule et la ligule devrait être considérée comme l'organe primitif et complet.

Göebel (1898-1901) n'admet pas une telle interprétation et en arrive à regarder les formations ligulaires comme des néoformations sur la surface foliaire. L'étude de la ligule des Graminées est toutefois rapprochée par lui de celle des stipules axillaires.

A côté de cette opinion, il faut citer celle qui fut autrefois exposée par Palisot de Beauvois (1812), suivant laquelle la ligule serait un organe propre aux Graminées.

Hofmeister (1868) homologuait les ligules aux « lingules » des *Isoetes* et des *Selaginella*, et toutes ensemble à des formations n'ayant que la valeur de poils, de trichomes. C'est la même valeur que leur accorda plus tard Pax (1890).

Enfin Vuillemin (1915), après avoir nommé **frondoïde** le mériphyte de Lignier, par opposition au phylloïde de ce dernier auteur, compare la feuille ligulée des Graminées à l'écaille sporangifère des Lycopodiniées : il y aurait ici un frondoïde réduit, porteur de sporange, dans l'aisselle d'un phylloïde et la ligule deviendrait ainsi un « membre homologue du frondoïde, conrescent avec un membre homologue du phylloïde. »

Cet ensemble d'interprétations peut être résumé ainsi :

Ligule : Double stipule axillaire, insérée au sommet de la gaine, ou
conrescente avec la gaine sur toute sa longueur.
Sommet des deux stipules adnées formant la gaine.
Produit d'un dédoublement du limbe.
Prolongement primitif de la gaine ; les stipules en dériveraient.
Néoformation sur la surface foliaire.
Organe spécial aux Graminées.
Organe trichomatique.
Frondoïde.

e) *Préfeuille*

Deux théories principales ont été émises pour expliquer la conformation habituelle de la préfeuille, que Godron (1879) nommait « expansion bicarénée », pour traduire son caractère le plus saillant. Cette pièce foliaire, au lieu de présenter une carène médiane unique, occupée par la nervure principale, comme les feuilles qui la suivent sur le rameau, offre au contraire, au moins en apparence, deux carènes latérales et pas de carène médiane. Elle épouse d'ailleurs la forme de l'étroit espace qui lui est réservé, le bourgeon qu'elle enveloppe tout d'abord étant comprimé entre l'axe-support et la gaine de la feuille axillante (A, fig. 1).

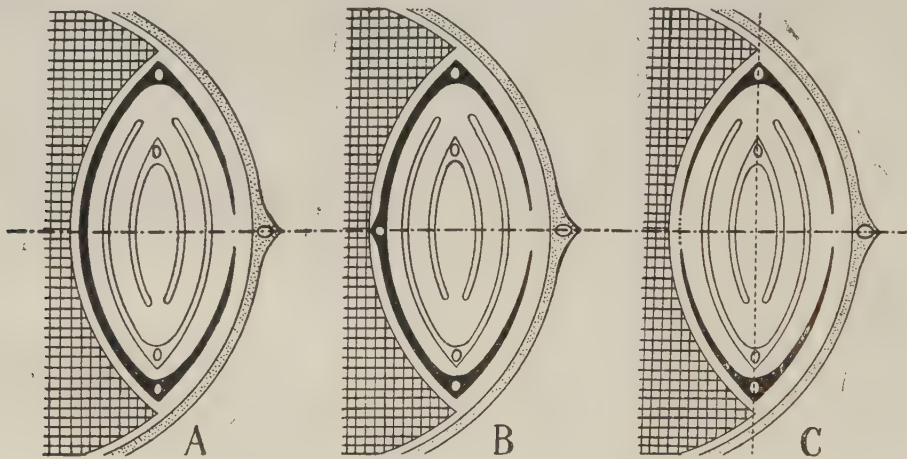


FIGURE 1. — *Préfeuille*

Diagrammes représentant la constitution réelle (A) et hypothétique (B et C) de la préfeuille, ainsi que sa position par rapport à l'axe-support, à la feuille axillante et aux feuilles suivantes du bourgeon axillaire. La nervure médiane des feuilles autres que la préfeuille a seule été indiquée.

C'est justement ce fait qui a conduit à l'hypothèse selon laquelle la préfeuille est une feuille opposée à la feuille axillante et dont la nervure médiane est avortée par suite de la compression. Cette hypothèse est traduite par le diagramme B de la figure 1.

Mais si, d'autre part, on remarque que le distique des feuilles du rameau est perpendiculaire à celui des feuilles de l'axe-support, on est aussi facilement conduit à l'autre hypothèse suivant laquelle la préfeuille résulte de la concrescence des deux feuilles de base du rameau. Le diagramme C de la figure 1 traduit cette dernière hypothèse.

La première paraît avoir été formulée pour la première fois par les frères Bravais (1837). Cosson (1854) la soutint à son tour, et elle fut exposée dans divers traités classiques, par exemple : Duchartre (1877 et 1885), Van Tieghem (1884 et 1891).

Il est d'ailleurs curieux de constater à cet égard que ce dernier auteur prenait parti, dès 1872, pour la théorie contraire, émise par Turpin (1819) et soutenue ensuite notamment par Godron (1879). C'est elle qui est en faveur aujourd'hui.

On peut encore signaler, pour mémoire, l'opinion de Lestiboudois (1848) qui regardait la piléole binervée de l'embryon comme la feuille cotylédonaire tout entière, et celle-ci comme le type primitif de la feuille graminéenne en général ; les autres feuilles, multinerviées, n'auraient possédé qu'en apparence une nervure médiane, l'une des deux nervures principales originelles étant devenue prédominante. D'après cette conception, combattue par Van Tieghem (1869), Lestiboudois aurait été conduit à voir dans la préfeuille, binervée comme la piléole, la conformation primitive typique de la feuille des Graminées.

*
* *

En fin de compte, si les détails morphologiques de la feuille des Graminées sont bien connus parce qu'ils ont fait l'objet d'une infinité de travaux, leur interprétation reste très discutée et l'étude morphologique, seule, paraît impuissante à motiver un choix parmi toutes les opinions proposées.

2. — DONNÉES ONTOGÉNIQUES

L'étude générale du développement des feuilles à partir de leur première ébauche sur les flancs du mamelon terminal de la tige se fit souvent, pour la raison antérieurement donnée, sur des types empruntés aux Graminées.

C'est ainsi que de Mercklin (1846) étudia à cet égard l'orge et le blé ; que Trécul (1853) combattit les conclusions de l'auteur précédent par l'étude, entr'autres types, d'une Graminée : *Glyceria aqualica*. Avec Goebel (1884), qui reprit l'examen de la même espèce, et Deinema (1898), qui décrivit l'ontogénie de la feuille chez le *Dactylis glomerata*, on arrive aux données classiques actuelles, dont on peut trouver un bon résumé dans l'ouvrage de Goebel : *Organographie der Pflanzen* (1898-1901).

Les controverses auxquelles se livrèrent les premiers observateurs pour savoir si c'était le limbe ou si c'était la gaine qui se formait d'abord, c'est-à-dire si le bourrelet initial correspondait à l'ébauche du limbe ou à celle de la

gaîne, semblèrent n'avoir plus de raison d'être avec la théorie proposée par Eichler (1861). Pour cet auteur, la feuille primordiale renfermerait en puissance, dans tous les cas, toutes les parties que comprendra plus tard la feuille adulte ; c'est sa partie basale (Blattgrund) qui, lorsqu'elle se développe dans la suite, produirait suivant les cas les stipules ou la gaîne ; le reste de la feuille adulte dériverait de la partie apicale (Oberblatt) de la feuille primordiale.

La terminologie proposée par Eichler a fait fortune. Goebel (1884), en particulier, s'en est fait le défenseur et il attribue notamment la gaîne des Graminées au développement de la partie basale (Blattgrund) de la feuille primordiale, au même titre que celle des Ombellifères par exemple (*loc. cit.*, p. 517) : les résultats des recherches ontogéniques semblent être ainsi en faveur de la théorie de l'homologie de la gaîne des Graminées avec celle des Dicotylédones.

C'est ici le lieu de signaler cependant le désaccord qui existe entre les adeptes de cette terminologie : Domin (1911) désigne sous le nom de Blattgrund, dans la feuille des Graminées, la région de base du limbe, superposée à la gaîne, et qui peut produire latéralement des appendices falciformes (p. 202 et 208).

En faisant abstraction de la théorie d'Eichler, dont Bower (1884) a d'ailleurs présenté une critique justifiée, on peut décrire de la façon suivante le développement de la feuille des Graminées, tel que les travaux antérieurs permettent de le comprendre ; l'ébauche foliaire la plus jeune (fig. 2, VIII, p. 30) est d'abord un léger bourrelet n'entourant qu'à demi le cône végétatif terminal de la tige et présentant son point le plus proéminent au niveau où se formera la future nervure médiane de la feuille. Le bourrelet initial ne tarde pas à constituer un anneau (c'est déjà l'état de l'avant-dernière ébauche foliaire) par extension latérale progressive, extension qui se fait sensiblement avec la même rapidité sur les deux faces du mamelon terminal ; en même temps, la jeune feuille est le siège d'une croissance en hauteur très inégale suivant ses diverses génératrices. C'est la partie la première formée qui croît le plus vite, et la croissance est d'abord nulle au niveau de la génératrice opposée, où les extrémités du bourrelet initial sont venues s'affronter sans se confondre. Il en résulte que la jeune ébauche foliaire prend peu à peu la forme d'un capuchon, ou mieux d'un casque, ouvert en avant, et dont le cimier serait représenté par la nervure médiane et la pointe terminale du limbe (fig. 2, VIII, p. 30).

La croissance de la jeune feuille par son sommet ne dure qu'un temps très court. Des mesures effectuées par Sonntag (1887) à ce sujet, il résulte que la croissance apicale prend fin quand la feuille a atteint une longueur totale de $0^{\text{m}}/36$ dans le cas du *Lolium italicum*, de $0^{\text{m}}/5$ dans celui du *Phragmites communis*. Le limbe s'allonge ensuite par l'activité d'une région méristématique située à sa base.

L'apparition de la gaîne ne devient sensible que tardivement, et elle s'opère également par accroissement intercalaire basal. Les chiffres suivants, fournis par Goebel pour le *Glyceria aquatica*, en donneront une idée : pour un limbe de $4^{\text{m}}/3$, la gaîne n'a pas plus de $0^{\text{m}}/4$; pour un limbe de $30^{\text{m}}/3$, la

gaîne n'a pas plus de 0 ^m/_m 5. La gaîne adulte atteint dans cette espèce une longueur moyenne de 30 cm.

La ligule ne se montre qu'au moment où la gaîne commence elle-même à s'allonger ; elle se présente, au début, comme un léger bourrelet linéaire, d'origine épidermique, s'étendant à la face interne de toute la circonférence de base du limbe.

En ce qui concerne la préfeuille, Dutailly (1879) a déduit de ses observations sur le *Zea Mays* et le *Dactylis glomerata* que cet organe avait une origine double ; il dit avoir vu deux ébauches foliaires naître successivement et devenir plus tard congrescentes en une seule pièce par accroissement commun. Ces données ontogéniques, quoique en désaccord avec celles que Trécul (1878) avait fournies antérieurement, ne paraissent pas avoir été contredites depuis, bien qu'elles datent d'une époque où l'on ne disposait pas encore pour de telles recherches du remarquable instrument qu'est le microscope binoculaire à dissection ; elles viendraient appuyer la théorie d'après laquelle la préfeuille équivalait aux deux feuilles de base du rameau.

3. — ESSAIS PHYLOGÉNIQUES

Les tentatives faites pour élucider l'origine phylétique de la feuille des Graminées font partie intégrante des hypothèses d'ensemble proposées pour la feuille des Monocotylédones en général.

La théorie de Vuillemin a déjà été exposée dans ses grandes lignes, ainsi que les modifications qu'il lui a fait subir récemment pour interpréter la ligule. Cet organe mis à part, la feuille des Graminées, avec sa gaîne importante, son limbe simple, sa nervation parallèle, mais avec faisceau libéroligneux médian prédominant, représenterait pour cet auteur une feuille agrégée, homologue, mais non isologue, du phylloïde des Lycopodiniées. Elle indiquerait un stade évolutif intermédiaire entre celui que présente la gaîne des *Equisetum* par exemple, où tous les faisceaux libéroligneux équivalents correspondent à autant de phylloïdes unifasciculés primitivement indépendants, et celui qui est atteint par les feuilles des Dicotylédones, à gaîne réduite ou nulle, à limbe fréquemment ramifié, quelquefois à l'extrême, et pourvu d'une nervation souvent compliquée. Par ces caractères de la feuille, les Graminées seraient donc, avec l'ensemble des Monocotylédones, voisines de la souche des Angiospermes, et plus primitives que le groupe des Dicotylédones.

La présence d'une gaîne importante, l'absence de pétiole, la simplicité du limbe sont trois caractères considérés également comme primitifs par Domin (1911), et cet auteur en conclut que la feuille des Monocotylédones représente un type archaïque ; même en admettant que les Monocotylédones et les Dicotylédones soient d'ancienneté équivalente, que les deux groupes se soient développés parallèlement dès l'origine, Domin estime, en ce qui

concerne les feuilles tout au moins, que celles-ci ont atteint un degré d'évolution plus avancé chez les Dicotylédones que chez les Monocotylédones.

Au contraire, cette simplicité dans la forme extérieure de la feuille, et dans sa nervation, n'est plus considérée par Henslow (1893 et 1911) comme l'expression d'un état primitif, mais comme le résultat d'une adaptation secondaire. Cet auteur retrouve les divers types foliaires des Monocotylédones terrestres chez les Monocotylédones aquatiques : par exemple, le type linéaire graminéen dans les feuilles submergées rubanées. Il essaie d'établir la descendance des formes terrestres à partir des hydrophytes, ces dernières devant elles-mêmes provenir d'ancêtres dicotylédones adaptés au même milieu.

4. — RECHERCHES ANATOMIQUES GÉNÉRALES

L'étude anatomique d'ensemble de la feuille des Graminées paraît avoir été entreprise, jusqu'ici, à un point de vue étroitement analytique. Le type des travaux de ce genre est celui de Duval-Jouve (1875). Cet auteur a été tellement hypnotisé par les différences qu'il conclut (p. 360) : « Linné avait dit et Palisot de Beauvois a répété que les feuilles des Graminées ont toutes une même structure. Tout ce qui précède montre au contraire qu'il existe une diversité extrême dans les détails de leur structure, et qu'il est impossible de trouver une expression générale de l'agencement de leurs tissus.

« Cette diversité se montre non seulement dans les feuilles, mais dans tous les organes des Graminées, ce qui fait que, de toutes les familles, la leur est peut-être la plus réfractaire à toute énonciation d'un caractère commun ».

Duval-Jouve s'est d'ailleurs exclusivement occupé de l'organisation des feuilles adultes ; les coupes qu'il a comparées ont toutes été faites « sur la deuxième feuille du chaume en partant de la panicule, vers le tiers inférieur du limbe, et toujours sur les feuilles ayant atteint leur parfait développement » (*loc. cit.*, p. 299). En ce qui concerne l'appareil conducteur libéroligneux, l'auteur distingue trois types de faisceaux (primaires, secondaires, tertiaires) uniquement d'après leur composition histologique et sans faire intervenir l'ordre de leur développement. C'est ainsi que le faisceau médian, le premier formé dans tous les cas, peut n'être pas un faisceau primaire dans cette terminologie.

Le travail de Pée-Laby (1893) est calqué sur le précédent. Cet auteur distingue cinq ordres de faisceaux libéroligneux au lieu de trois ; comme pour Duval-Jouve, le faisceau médian n'est pas nécessairement de premier ordre : chez le *Mibora verna*, par exemple, il est dit de deuxième ordre par Pée-Laby ; Duval-Jouve qualifiait le même faisceau de rudimentaire.

L'étude de la course des faisceaux de trace foliaire a, par ailleurs, retenu l'attention de quelques anatomistes. Falkenberg (1876) la figura pour la première fois, semble-t-il, dans un schéma devenu et resté classique, malgré les rectifications apportées plus tard par Strasburger (1891) aux descriptions de

son devancier. Chrysler (1906) confirma et étendit les observations de Strasburger, mais en s'intéressant exclusivement à la structure des nœuds adultes. J'ai montré moi-même (1920) que la course des traces foliaires, que les rapports contractés entre faisceaux libéroligneux dans la tige étaient des phénomènes variables avec les circonstances, sans importance directe, par conséquent, pour la compréhension de la structure libéroligneuse foliaire.

Mais l'étude ne paraît pas avoir été méthodiquement abordée de l'édification progressive de l'appareil conducteur foliaire, de sa disposition d'ensemble ; ces traits d'organisation, qui représentent justement ce qu'il peut y avoir de plus général dans la constitution de la feuille, parce que c'est ce qui paraît le plus difficilement altérable par l'influence des milieux ou par l'adaptation à des fonctions variées, sont cependant ceux qui doivent être parfaitement connus pour rendre fructueuses les comparaisons poursuivies entre feuilles diversement spécialisées.

Tout au plus peut-on citer des indications brèves, comme celles fournies par Trécul (1878) et par Deinema (1898), et d'après lesquelles le faisceau libéroligneux de la nervure médiane se formerait le premier, les autres apparaissant progressivement à partir du médian et en allant vers les marges de la feuille.

Il est vrai que ce genre d'étude, pour conduire à des résultats sûrs, exige l'obtention de séries de coupes minces et que les Graminées, par la silice qui se dépose de très bonne heure dans leurs tissus et notamment dans les membranes des cellules épidermiques, s'étaient montrées assez rebelles à l'emploi du microtome après inclusion dans la paraffine. La nécessité d'avoir recours à des méthodes longues et fastidieuses peut expliquer ainsi jusqu'à un certain point que les travaux de cet ordre n'aient pas davantage attiré les chercheurs.

c) Conclusions relatives aux nouvelles recherches à entreprendre

De l'exposé historique qui précède, on peut déduire que, si l'on veut faire un choix motivé parmi les interprétations discordantes jusqu'ici offertes pour les diverses parties de la feuille des Graminées, ou si l'on veut être à même d'en proposer de plus satisfaisantes au besoin, les points sur lesquels il serait désirable de faire porter surtout de nouvelles investigations sont d'ordre à la fois ontogénique et anatomique. Les résultats des recherches à entreprendre auront d'autant plus de chances de surpasser ceux qu'ont obtenus les précédents chercheurs que les moyens mis en œuvre surpasseront eux-mêmes ceux dont ils firent usage.

A cet égard, l'emploi habituel du microscope binoculaire à dissection s'imposera pour les observations de morphologie ontogénique ; pour les études d'anatomie ontogénique, il faudra disposer d'une technique permettant d'appliquer la méthode courante d'inclusion dans la paraffine à l'obtention des coupes en série au microtome.

CHAPITRE III. — TECHNIQUE

Parmi les auteurs récents qui ont étudié les Graminées d'un point de vue anatomique, Chrysler (1906) est le seul, à ma connaissance, qui ait indiqué les traitements auxquels il avait dû soumettre ses échantillons d'étude pour pouvoir en obtenir des coupes en série au microtome.

Il prétend avoir surmonté toutes les difficultés en faisant usage de la méthode d'inclusion à la celloïdine après le traitement déminéralisateur décrit par Plowman (1904). D'après Plowman, la silice et les autres dépôts minéraux qui donnent aux tissus leur dureté, rayent le rasoir et rendent difficiles ou impossibles les coupes en série, sont aisément éliminés par l'action, prolongée pendant trois ou quatre jours, d'une solution aqueuse à 10 % d'acide fluorhydrique. On opère dans un flacon de verre paraffiné intérieurement ; l'on prend soin d'agiter fréquemment le flacon et de changer l'acide une ou deux fois. Un lavage de quelques heures à l'eau courante doit entraîner l'acide avant que l'échantillon soit soumis aux opérations ultérieures.

C'est ce mode opératoire qui est décrit également dans divers traités de technique, par exemple dans celui de Chamberlain (1916).

Une première remarque s'impose en ce qui concerne les sels de calcium, substances minérales figurant parmi les plus importantes de celles qu'on peut rencontrer chez les végétaux ; s'ils sont attaqués par l'acide employé, ils ne peuvent fournir que du fluorure de calcium, insoluble dans l'eau et de dureté au moins égale à celle des composés détruits. Le seul avantage possible est que, s'il existe dans les tissus de gros cristaux, simples ou mâclés, ils peuvent être résolus en cristaux plus petits et dispersés ; les rayures produites sur le rasoir du microtome seront donc plus fines si elles sont plus nombreuses.

On peut se demander, en second lieu, pourquoi Chrysler, par exemple, qui prétend avoir obtenu la déminéralisation complète par le procédé de Plowman, paraît avoir été contraint néanmoins d'avoir recours à la méthode d'inclusion à la celloïdine, indéniablement moins commode que la méthode à la paraffine.

En fait, en essayant d'obtenir la coupe au microtome d'échantillons de Graminées traités selon le procédé de Plowman et inclus dans la paraffine, je fus conduit, en général, à un insuccès total. Des rayures fortes et serrées se produisaient très rapidement sur le rasoir et les coupes étaient très vite complètement déchirées. D'autre part, l'inclusion exigeait un temps très long : au lieu de compter quelques heures pour que la pénétration de l'objet par la paraffine soit effectuée, il fallait compter quelques jours. Pour que le traitement indiqué, appliqué à des bourgeons terminaux de tige, permit d'en obtenir la coupe dans de bonnes conditions, il fallait que ces bourgeons n'eussent

plus que des feuilles très jeunes. Le procédé déminéralisateur de Plowman se révélait donc, à l'essai, comme insuffisant.

Après maintes tentatives infructueuses en divers sens, je finis par découvrir un mode opératoire qui me réussit et dont je donne ci-après le détail :

Au lieu d'acide fluorhydrique dilué au 1/10, j'emploie l'acide fumant commercial ; je fais précéder son action de celle d'une solution aqueuse concentrée (20 %) de soude caustique. Parmi les effets de la soude, il faut particulièrement noter qu'elle rend la cuticule perméable : l'acide fluorhydrique peut ainsi agir d'emblée sur toute la silice d'incrustation cuticulaire et, d'autre part, au moment de l'inclusion, la pénétration de la paraffine peut se faire très rapidement. Enfin, il m'a paru nécessaire, et toujours avantageux, de faire subir d'abord aux échantillons, frais ou sortant d'un liquide conservateur (alcool à 70° par exemple), un traitement prolongé à l'acide chlorhydrique étendu (au 1/10). J'ai même pu utiliser souvent sans inconvénient cet acide étendu comme liquide conservateur. Il a vraisemblablement pour effet d'éliminer le calcium des composés pectiques qui entrent dans la constitution du ciment intercellulaire, lequel prend une particulière importance dans les faisceaux de fibres lignifiées.

La durée minimum d'action de ces agents pour permettre de bons résultats de coupe est essentiellement variable avec les espèces étudiées ; mais il n'est pas nécessaire de rechercher ce minimum dans tous les cas particuliers, car un temps d'action plus long que celui qui suffirait ne modifie pas sensiblement les résultats.

En général, j'ai fait agir la soude et l'acide fluorhydrique chacun pendant une semaine.

Pour la coloration des coupes en série sur lames, j'ai été amené également à procéder à divers essais de combinaisons nouvelles. Une de celles qui m'ont donné les meilleurs résultats comporte l'emploi de la vésuvine et de l'encre de l'Etat-Civil Antoine ; j'ai déjà fait connaître ce procédé (1919).

Enfin, en opérant sur des bourgeons terminaux de tige où je ne laissais subsister que les ébauches foliaires les plus jeunes, j'ai pu obtenir des coupes en série après fixation et sans traitement par la soude et les acides. Le liquide de Carnoy et le mélange bichromaté de von Tellyesniczky sont les fixateurs qui m'ont donné les meilleurs résultats ; pour la double coloration, la méthode de Benda (safranine-Lichtgrün) s'est révélée la plus avantageuse.

CHAPITRE IV. — LA FEUILLE DANS L'APPAREIL VÉGÉTATIF
DU *DACTYLIS GLOMERATA*

a) *Raisons motivant le choix de cette espèce comme premier sujet d'étude*

Le *Dactylis glomerata* L., comme on l'a vu au cours de l'exposé historique, a déjà servi de sujet d'étude notamment à Dutailly (1878) et à Deinema (1898) ; leurs observations ontogéniques ont contribué à affermir les conceptions classiques actuelles sur les feuilles des Graminées. Le contrôle des faits décrits par eux présente donc un intérêt de premier ordre. Le *Dactylis glomerata* est d'ailleurs une plante commune partout et vivace, à la portée de chacun, par conséquent, pour les vérifications nécessaires. Sa tige présente un nombre relativement grand de feuilles avant de se terminer par une inflorescence, et ces feuilles affectent de nombreuses formes intermédiaires au point de vue de l'importance relative du limbe et de la gaine. Outre que celle-ci est, en général, fermée, et se distingue par là aisément du limbe sur les feuilles jeunes ou spécialisées, on pourra donc trouver sans difficulté sur une même pousse des feuilles à tous les états de développement. La plante, enfin, est abondamment rameuse à la base et de nombreux bourgeons axillaires à divers états d'évolution s'offriront aux recherches.

Ces multiples raisons m'ont fait choisir le *Dactylis glomerata* comme premier sujet d'étude.

b) *Données de morphologie foliaire*

1. — VARIATIONS DANS LES DIMENSIONS RELATIVES DES FEUILLES ET DE LEURS PARTIES
IMPORTANCE DE LA DÉSIGNATION PRÉCISE DES FEUILLES

La plante adulte est de taille très variable ; les flores soulignent l'amplitude de ces variations, les dimensions indiquées étant habituellement comprises entre quelques décimètres et un mètre. Les exemplaires les plus vigoureux se rencontrent dans les lieux frais et ombragés.

Les dimensions des feuilles varient sensiblement dans les mêmes proportions, les plus développées pouvant avoir un limbe de 5 à 8 décimètres

de longueur sur un centimètre environ de largeur seulement ; les gaines les plus longues ne dépassent pas beaucoup 2 à 3 décimètres en général.

Les premières feuilles d'un axe secondaire dérivant d'un bourgeon axillaire sont non seulement de taille beaucoup plus réduite que les feuilles suivantes, mais elles présentent souvent des proportions très différentes entre la gaine et le limbe. La feuille qui surmonte immédiatement la préfeuille a souvent un limbe réduit à moins d'un millimètre alors que la gaine atteint plusieurs centimètres ; les dimensions relatives du limbe par rapport à la gaine s'accroissent rapidement pour les feuilles suivantes, et il est bientôt plus long qu'elle. Les dernières feuilles avant l'inflorescence marquent une tendance à réduire un peu leur limbe par rapport à la gaine, et l'on peut trouver des exemplaires où celle-ci a repris la prédominance.

Il est important de prendre ces données en considération si l'on veut, par exemple, comme l'a fait Goebel (1884), indiquer les dimensions relatives du limbe et de la gaine au cours du développement de la feuille. On sait en effet que le limbe s'allonge le premier et qu'il peut déjà avoir acquis une taille assez importante avant que la gaine commence à s'allonger ; les longueurs mesurées pourront, d'après les constatations précédentes, varier du millimètre au décimètre, en raison surtout de la position que la feuille, observée occupera sur la tige. Il est donc nécessaire de fixer cette position avec précision afin d'éviter la discordance apparente des observations à ce sujet. La même précision serait à rechercher, pour des raisons analogues, si l'on voulait évaluer, comme l'a fait Sonntag (1887), la longueur totale de la feuille au moment où prend fin son accroissement apical.

Dans ce qui suit, je désignerai les feuilles d'une même tige par les symboles F_1 , F_2 , F_3 , etc. Dans le cas d'une jeune plante issue de germination, F_1 se rapportera à la première feuille au-dessus de la piléole ; dans le cas d'un axe secondaire, F_1 correspondra à la première feuille au-dessus de la préfeuille, qui sera elle-même représentée par le symbole P. Les bourgeons axillaires seront désignés par x_1 , x_2 , x_3 , etc., l'indice étant celui de la feuille axillante, si le rang que cette dernière occupe est connu.

2. — CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES PRINCIPAUX DES DIFFÉRENTES PARTIES DE LA FEUILLE ET LEURS VARIATIONS

a) *Limbe*

Le limbe, d'abord placé dans le prolongement de la gaine et plié en long, de façon que sa nervure médiane forme l'arête du pli et que l'ouverture de ce pli soit dirigée vers l'axe-support, s'épanouit finalement en un ruban aplati. L'étalement du limbe est dû au développement tardif, à sa base, d'une zone blanchâtre, qui s'allonge beaucoup plus sur les bords, devenant plus ou moins

godronnés, qu'au milieu, de façon à former, en fin de compte, deux angles opposés par le sommet sur la nervure médiane. Le limbe se termine en une pointe correspondant à la nervure médiane ; en deçà, le pli primitif est conservé sur une certaine longueur. Les bords libres du limbe sont un peu rudes par suite de l'existence de petites dents, inclinées vers l'extrémité, et qui diminuent d'importance en allant vers la base. La face ventrale, qui devient supérieure par l'épanouissement, est très verte, sillonnée longitudinalement et pourvue de poils-aiguillons sur les crêtes séparant les sillons.

b) *Gaine et ligule*

Considérée dans une des feuilles moyennes, la gaine, dont la base est en anneau renflé marquant la position du nœud, affecte primitivement la forme d'un tuyau comprimé perpendiculairement au plan médian de la feuille. Elle est déchirée à l'opposé de la nervure médiane, au niveau d'une région d'ailleurs plus mince et membraneuse au moins dans la partie supérieure, quand les organes jeunes qu'elle abritait grossissent et sortent par son orifice supérieur. La déchirure commence habituellement à son sommet et finit par atteindre sa base. A cet état, ses bords libres, membraneux, n'ont donc pas une limite épidermique régulière comme ceux du limbe, et ils sont toujours dépourvus des petites dents que présentent ceux-ci. La face ventrale reste blanchâtre et lisse. A ces caractères, on pourra distinguer dans une feuille adulte, à gaine déchirée, ce qui appartient au limbe et ce qui fait partie de la gaine, lorsque les autres caractères distinctifs manqueront.

La ligule, quand elle est présente, marque nettement la limite entre le limbe et la gaine. Dans une feuille moyenne, où ces deux parties essentielles sont bien développées, la ligule est une collerette membraneuse, mince et blanchâtre, à sommet irrégulièrement dentelé, qui semble prolonger l'épiderme intérieur de la gaine ; elle peut atteindre là jusqu'à un centimètre de hauteur ; elle est déchirée dans la suite comme la gaine et elle finit par se flétrir et se déchiqueter au sommet. Le plan contenant sa ligne d'insertion est oblique par rapport à la surface foliaire, quoique habituellement perpendiculaire au plan médian de la feuille, et le point le plus élevé de l'insertion est en face de la nervure médiane. Là, la ligule se prolonge souvent en une pointe à laquelle correspond un semblant de nervure. Du côté opposé, elle présente une échancrure plus ou moins profonde, à bords non dentés, qui peuvent être regardés comme ses bords libres longitudinaux, parallèles à ceux du limbe.

Dans les feuilles précédant immédiatement l'inflorescence, au moins dans la plus élevée d'entre elles, la portion inférieure de la gaine est seule fermée ; la portion supérieure est, par contre, ouverte comme le limbe ; ses bords libres diffèrent toutefois nettement de ceux du limbe en ce qu'ils sont pourvus d'une

bordure membraneuse, à limite épidermique régulière non dentée, ayant le même aspect que la ligule ; cette bordure continue d'ailleurs directement les bords libres longitudinaux de la ligule, et non pas ceux du limbe, qui restent en retrait, comme s'il s'agissait d'un seul et même organe ayant une partie terminale (ligule proprement dite) et une partie latérale de longueur variable. De même que la ligule apparaît comme le prolongement longitudinal de la gaine à sa limite supérieure, de même cette bordure apparaît comme le prolongement transversal des bords libres latéraux de la gaine ; par suite de l'existence de ce prolongement, la gaine ouverte dépasse transversalement la longueur d'une circonférence et, en conséquence, l'un des bords membraneux recouvre l'autre.

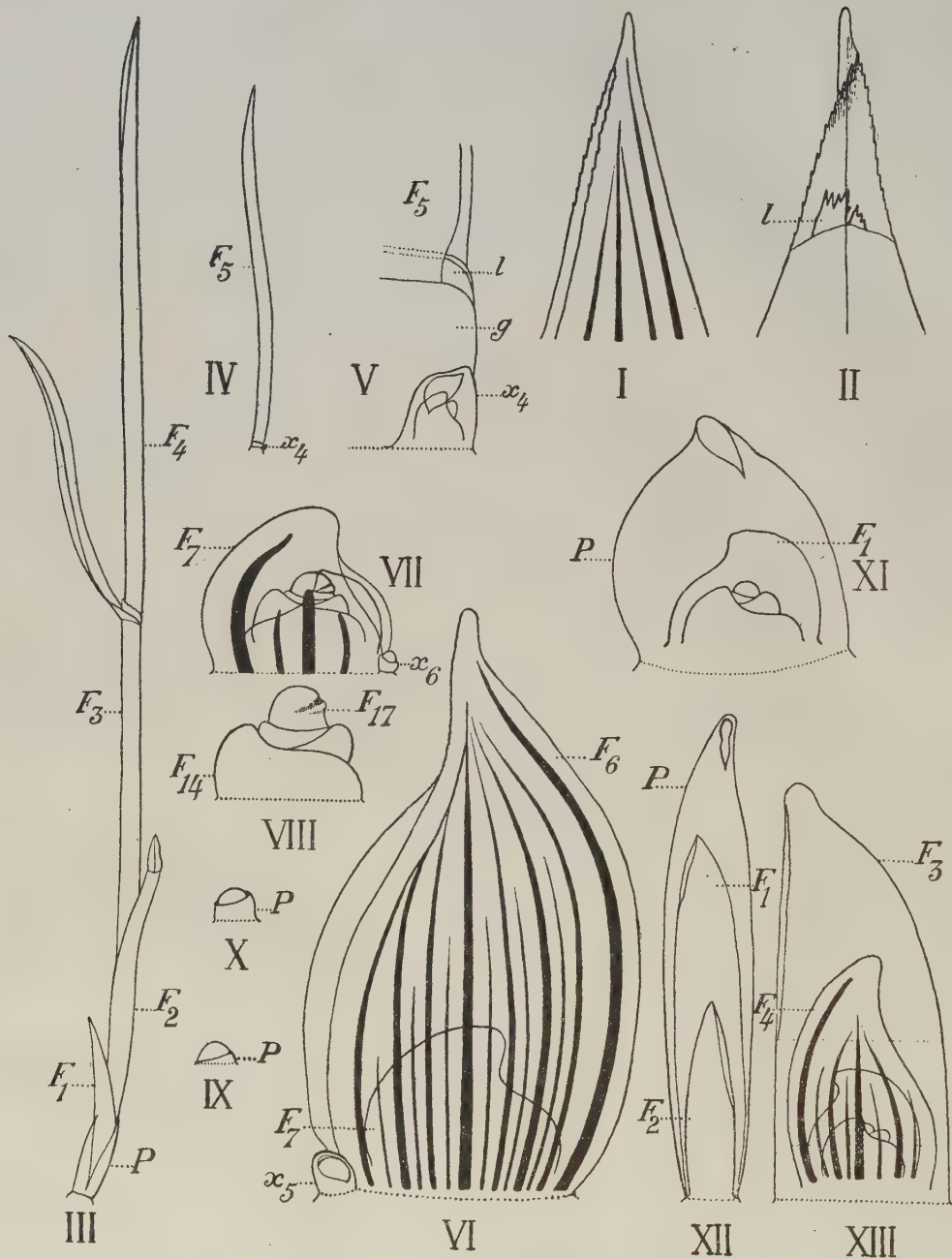
Si l'on étudie les variations de la ligule dans les diverses feuilles d'un rameau, on constate qu'en approchant de la préfeuille, la réduction du limbe et celle de la ligule sont corrélatives. Quand la feuille F_1 a un limbe extrêmement réduit (fig. 2, I et II), il arrive souvent que la ligule n'est plus représentée que par une minuscule écaille, qui ne s'insère que sur une faible portion de la circonférence de base du limbe ; elle peut même faire complètement défaut. Je n'en ai pas observé de traces au sommet de la préfeuille.

c) Préfeuille

Celle-ci, lorsqu'elle n'est pas encore déchirée par l'accroissement et la sortie des organes internes, ne paraît différer de F_1 que par une taille encore plus faible, une réduction du limbe poussée à l'extrême.

Sans opinion préconçue, en l'examinant à un état tel que celui qui est représenté par la figure 2, XII, on l'assimilerait volontiers à une feuille unique, opposée à F_1 . L'existence de ses deux carènes constitue la principale différence ; mais elles ne sont pas très accentuées au début ; l'une d'elles paraît d'ailleurs plus forte, et c'est justement celle qui est opposée à la nervure médiane de F_1 . Quand la préfeuille est axillante d'un bourgeon, c'est encore à l'aisselle de cette carène prédominante qu'il apparaît. L'orifice supérieur de la préfeuille, toujours situé sur la face antérieure du bourgeon et non sur sa face postérieure ou adossée, est en forme de boutonnière étroite et nettement inclinée à l'opposé de l'ouverture plus grande de F_1 , (fig. 2, V, XI, XII). Dans son ensemble, la préfeuille adulte et encore entière a l'aspect d'un sac aplati, large à la base, se rétrécissant vers le haut pour se terminer en pointe obtuse, avec un orifice latéral exigü.

Quand, plus tard, la préfeuille est déchirée, c'est tantôt suivant une seule de ses génératrices, celle qui correspond à l'angle inférieur de son ouverture, comme pour F_1 , tantôt suivant deux génératrices opposées dont l'une est la précédente, et alors les deux carènes sont isolées, figurant deux pièces opposées pourvues chacune d'une nervure médiane (fig. 2, III).

FIGURE 2. — *Dactylis glomerata*

- I : Sommet de la première feuille au-dessus de la préfeuille, dans un cas où le limbe de cette feuille n'a que 2 millimètres de longueur pour une gaine de 4 centimètres. La déchirure de la gaine continue l'ouverture du limbe ; les bords libres de celui-ci sont dentés. Vue latérale ; la nervation d'une des faces a été représentée. Gr. : 15.
- II : Vue de face, la feuille étant ouverte et offrant sa face ventrale ou interne ; on voit le rudiment de ligule (1) à la base du limbe. Gr. : 15.

- III : Rameau dont la quatrième feuille (F₄) au-dessus de la préfeuille (P) est en voie d'épanouissement. Préfeuille déchirée en deux pièces opposées. Demi-gr. nat.
- IV : La cinquième feuille (F₅) du même rameau : x₄, bourgeon axillaire de F₄. Demi-gr. nat.
- V : Portion de la base de F₅ montrant, du côté de l'ouverture du limbe, le développement de la gaine (g) et de la ligule (l) ainsi que le jeune bourgeon axillaire (x₄) de la feuille précédente. Gr. : 40.
- VI : La sixième feuille (F₆), dont la nervation est représentée sur une des faces. On a figuré également le contour, vu par transparence, de la feuille suivante (F₇) et, à la base, le jeune bourgeon axillaire (x₅) de F₅. Gr. : 40.
- VII : Ensemble du bourgeon terminal inclus dans F₇ ; on a figuré la nervation d'une moitié de F₇. Gr. : 40.
- VIII : Bourgeon terminal d'un rameau plus développé et plus vigoureux que le précédent. On y voit plus nettement la première ébauche d'une feuille (F₁₇) sous la forme d'une saillie intéressant seulement une partie du pourtour de la tige. Gr. : 40.
- IX : Très jeune bourgeon axillaire ; début de l'apparition de la préfeuille. Gr. : 40.
- X : Etat un peu plus avancé que le précédent. Gr. : 40.
- XI : Bourgeon axillaire entièrement recouvert par la préfeuille. Gr. : 40.
- XII : Bourgeon axillaire plus développé ; la préfeuille a sensiblement atteint sa taille définitive, et la croissance des feuilles incluses ne l'a pas encore déchirée. On a représenté, vu par transparence, le contour de F₁ et de F₂. Gr. : 5.
- XIII : Le même bourgeon, dépouillé de sa préfeuille et de F₁ et F₂ ; on a représenté, vus par transparence, le contour et la nervation d'une moitié de F₄ et le contour des ébauches foliaires plus jeunes. Gr. : 20.
- NOTA. — Les figures IX et X représentent le bourgeon vu par sa face adossée à l'axe-support ; les autres, de III à XIII, représentent le bourgeon ou le rameau vus par la face opposée, c'est-à-dire par leur face antérieure ou externe.

c) Ontogénie foliaire

Deinaga (1898) a décrit et figuré le développement de la feuille chez le *Dactylis glomerata*. Ses observations ont porté, bien qu'il ne l'ait pas précisé, mais comme on peut en juger par le dessin qui les traduit, sur un bourgeon terminal vigoureux ayant déjà longuement fonctionné ; les ébauches foliaires qu'il a représentées correspondaient vraisemblablement à des feuilles voisines de F₁₀ — F₁₅, c'est-à-dire aux feuilles les plus développées que peut présenter une tige de l'espèce considérée. C'est dans ces conditions d'ailleurs que les ébauches foliaires sont elles-mêmes le plus grosses et le plus faciles à étudier. En renouvelant personnellement les observations de Deinaga, j'ai pu vérifier l'exactitude d'ensemble de ses descriptions, qui correspondent à l'exposé général fait antérieurement.

Deinaga, comme Goebel, admet la théorie d'Eichler et utilise la terminologie correspondante en ce qui concerne les Graminées. Cependant, Goebel (1884) fait justement remarquer (p. 215 à 218) à propos de l'espèce qu'il étudie (*Glyceria aquatica*) — et la même remarque s'applique exactement aux feuilles à gaine close du *Dactylis glomerata* — que la gaine, complètement fermée en forme de tuyau, ne dérive pas d'une gaine primitivement ouverte dont les bords finiraient par devenir concrescents, mais qu'elle est close dès son origine, qu'elle provient d'un soulèvement annulaire du tissu de l'axe qui sert de soubassement à l'ébauche primitive. Celle-ci qui, tout-à-fait au début n'entoure pas complètement le cône terminal de la tige, qui, dans la suite, croît par le fonctionnement d'une zone méristématique basale en forme d'anneau

incomplet, fendu en avant, ne peut donc comprendre en puissance une base foliaire (Blattgrund) génératrice d'une gaine entièrement annulaire dès le début.

La feuille primordiale d'Eichler ne peut donc être dans ce cas qu'un deuxième stade assez avancé du développement, celui où l'on peut reconnaître dans la jeune feuille les ébauches distinctes des deux parties constitutives essentielles de la feuille adulte : limbe et gaine.

Cette notion perd ainsi sa valeur ; elle ne résout pas ici le problème de l'origine relative du limbe et de la gaine ; le nom même de feuille primordiale est usurpé. De plus, désigner par le même vocable de Blattgrund la partie de l'ébauche foliaire qui se transformera plus tard en gaine chez toutes les plantes qui en sont pourvues, c'est admettre *a priori* l'homologie de toutes les gaines foliaires, homologie qui reste cependant discutée.

Ces critiques m'amènent donc à rejeter la théorie d'Eichler comme sans portée et comme dangereuse dans l'application qu'on peut en faire aux Graminées et, après de Mercklin (1846), je conclurai que l'apparition du limbe précède celle de la gaine dans la feuille des Graminées.

La gaine fermée n'existe donc pas, même en puissance, dans la première ébauche foliaire du *Dactylis glomerata*. Si elle existe virtuellement dans le soubassement annulaire appartenant à la tige et sur lequel l'ébauche foliaire s'insère, elle ne commence à se développer, en fait, que plus tard, alors que le limbe a déjà acquis une taille plus ou moins grande.

Les tableaux suivants donneront une idée des variations que peut présenter la longueur du limbe par rapport à celle de la gaine au cours du développement.

TABLEAU I

Rameau dont la 12^e feuille (F_{12}) au-dessus de la préfeuille commence à apparaître ; P, F_1 , F_2 , F_3 sont adultes.

Feuilles successives	Longueur du limbe	Longueur de la gaine
P		1 ^c / _m 7
F_1	0 ^m / _m 5	3 — 5
F_2	0 ^c / _m 7	6 — 5
F_3	6 — 5	11 —
F_4	19 — 5	2 — 5
F_5	7 — 5	0 ^m / _m 5
F_6	2 ^m / _m	0 —
F_7	0 — 5	0 —
F_8	0 — 3	0 —
F_9	0 — 15	0 —
F_{10}	0 — 05	0 —
F_{11}	bourrelet annulaire	0 —
F_{12}	bourr. semi-annul.	0 —

TABLEAU II

Rameau encore tout entier contenu dans sa préfeuille ; F_8 commence à apparaître.

Feuilles successives	Longueur du limbe	Longueur de la gaine
P		1 $\frac{c}{m}$ 2
F_1	0 $\frac{m}{m}$ 9	7 $\frac{m}{m}$
F_2	2 —	2 —
F_3	1 — 6	1 — 4
F_4	1 — 3	0 — 3
F_5	1 —	0 —
F_6	0 — 4	0 —
F_7	0 — 1	0 —
F_8	léger bourrelet	0 —

La comparaison de ces tableaux permet de constater, par exemple, que si F_6 du rameau I n'a pas encore de gaine visible alors que son limbe atteint déjà 2 $\frac{m}{m}$ de longueur, F_2 du rameau II a, pour une même longueur de limbe, une gaine atteignant elle-même 2 $\frac{m}{m}$.

D'une façon générale, la gaine commence à s'allonger d'autant plus tôt que la feuille est plus rapprochée de la base du rameau, que, par conséquent, le limbe cesse plus tôt de croître.

C'est au niveau de la nervure médiane de la feuille que débute l'accroissement intercalaire nodal qui donne naissance à la gaine : la nouvelle zone méristématique s'étend ensuite rapidement en anneau autour de la tige : c'est, à cet égard, la répétition de ce qui s'est produit à l'origine de l'ébauche foliaire, et ce mode de développement explique l'obliquité du plan d'insertion ligulaire par rapport à la surface foliaire.

Comme la ligule naît à la base même du limbe, lorsque la partie supérieure de la gaine est ouverte, cette partie provient, au même titre que la gaine fermée, du soubassement annulaire de la tige sur lequel le limbe s'insère d'abord. Mais dans ce cas, comme pour la formation du limbe, le point de l'insertion foliaire opposé à la nervure médiane reste inactif, ne prend aucune part à l'édification de la gaine ouverte, dont les bords libres longitudinaux sont le siège d'une prolifération épidermique analogue à celle qui, sur son bord supérieur interne, produit la ligule. La portion ouverte de la gaine peut être considérée, d'après cela, comme une simple élongation de sa région ligulaire.

L'allongement des diverses parties de la feuille est dû essentiellement, comme on l'a vu, à l'accroissement intercalaire. On peut distinguer, à cet égard, l'élongation propre de chaque cellule et la multiplication cellulaire qui résulte du fonctionnement d'un méristème intercalaire. C'est à la base du limbe que

s'établit le premier méristème intercalaire ; ses cellules sont sensiblement isodiamétriques. Au sommet du limbe adulte, par contre, les cellules épidermiques, par exemple, atteignent souvent une longueur décuple de leur largeur : l'élongation due à la multiplication cellulaire seule n'aurait donc pu produire qu'un limbe au moins dix fois plus court.

A la base d'un rameau, comment se forme la préfeuille ? Dutailly (1879) a prétendu que, chez le *Dactylis glomerata*, deux points de végétation se montraient successivement sur la face postérieure (face adossée à l'axe-support) du mamelon terminal de la tige nouvellement surgie à l'aisselle d'une feuille. Il en résulterait deux bourrelets foliaires indépendants qui progresseraient peu à peu vers la face antérieure du mamelon. Ce n'est qu'après qu'un accroissement intercalaire du soubassement commun aux deux bourrelets les rendrait connés et en ferait une pièce unique.

Dans la courte Note, non accompagnée de figures, qu'il a consacrée à cette description, Dutailly prend soin d'avertir le lecteur des difficultés de l'observation. Ces difficultés sont actuellement moindres grâce aux bons microscopes binoculaires à dissection dont on dispose, et il a fallu que la théorie de l'origine double de la préfeuille des Graminées parût bien solidement assise pour que, depuis 1879, personne n'entreprit de contrôler les observations de Dutailly, contrairement cependant à celles de Trécul (1878).

Et cependant la simple observation morphologique conduit plutôt, comme je l'ai dit antérieurement, pour le *Dactylis glomerata*, à rapprocher la préfeuille de la feuille qui la suit, elle-même presque réduite à une gaine. Il doit paraître surprenant, d'autre part, de voir les deux feuilles présumées provenir de deux points de végétation établis sur la face adossée du bourgeon axillaire alors que les points de végétation des feuilles suivantes apparaîtront non pas sur la face postérieure du bourgeon, mais sur deux génératrices latérales et opposées.

En fait, les recherches ontogéniques que j'ai poursuivies sur la préfeuille du *Dactylis glomerata* ne m'ont jamais permis de constater l'existence des deux points de végétation originels. La préfeuille m'a paru naître ici, dans tous les cas, comme les feuilles suivantes, d'un seul point de végétation situé à l'opposé de celui qui apparaîtra un peu plus tard pour produire F_1 .

C'est dans son développement qu'on peut observer quelques particularités. Son limbe a presque achevé sa croissance définitive quand le bourrelet initial s'est transformé en un anneau circulaire, c'est-à-dire de très bonne heure. Une de ses parties latérales, celle de la face postérieure du bourgeon, s'accroît plus vite que l'autre, et c'est donc sur sa face antérieure que l'anneau de l'ébauche foliaire tendra à se fermer, mais cependant nettement du côté du point de végétation de F_1 . La gaine commence à s'allonger très tôt, alors que le mamelon terminal de la tige est encore petit ; l'ouverture de la feuille gardera presque ses dimensions exigües primitives tandis que sa base s'élargira de plus en plus, en même temps que le bourgeon qu'elle contient ; de là, l'aspect si particulier de la préfeuille adulte, avant qu'elle soit déchirée.

Ainsi, les observations morphologiques et ontogéniques relatives à la préfeuille chez le *Dactylis glomerata* s'accordent à la faire considérer comme une feuille unique, alterne-distique avec la feuille suivante, et comme cette dernière, et plus encore qu'elle, réduite presque exclusivement à une gaine. Nous verrons bientôt comment les données anatomiques viendront confirmer cette interprétation.

d) Anatomie ontogénique

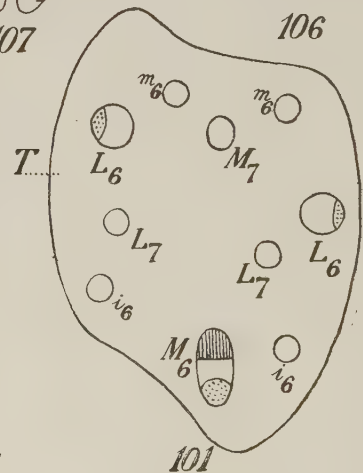
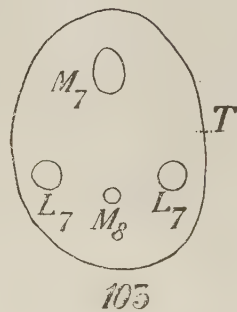
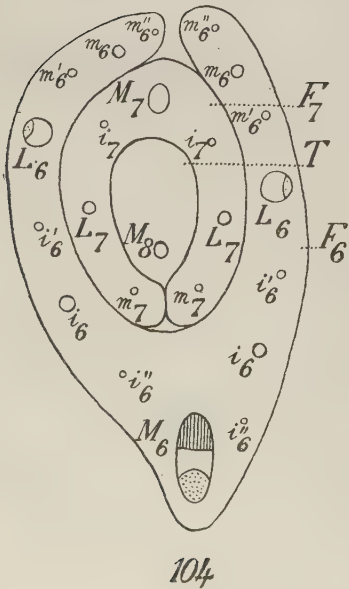
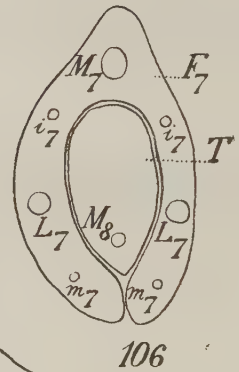
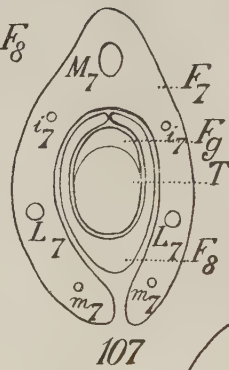
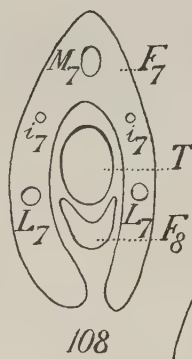
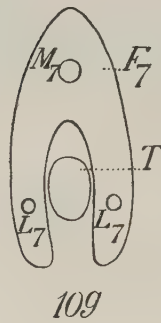
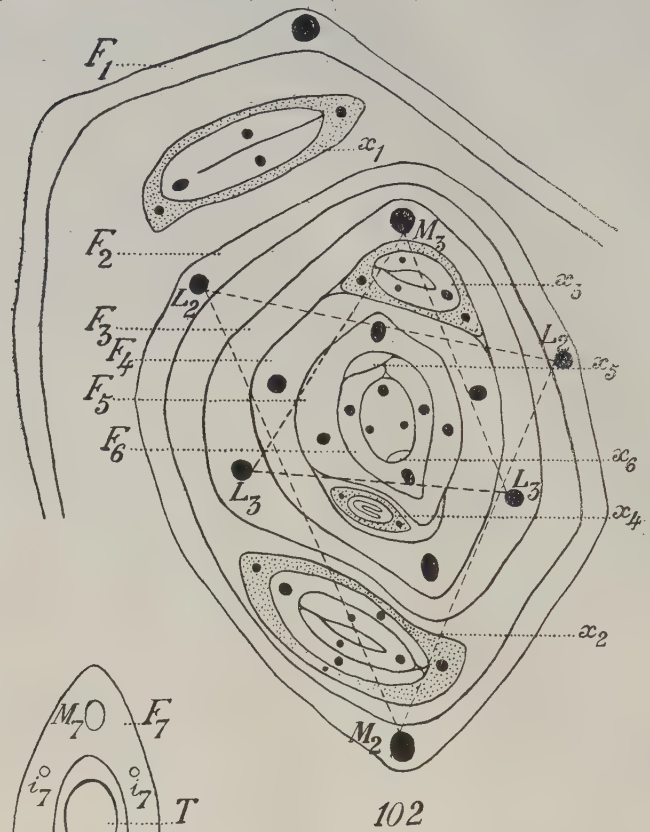
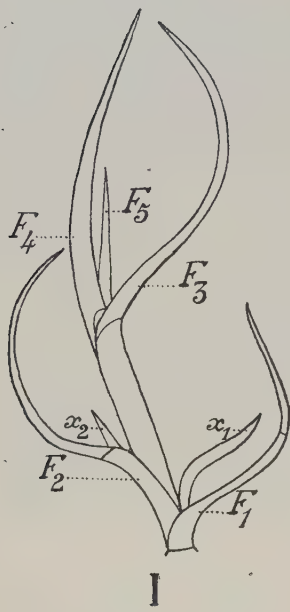
1. — DIFFÉRENCIATION DE L'APPAREIL CONDUCTEUR LIBÉROLIGNEUX FOLIAIRE

Deinaga (1898) s'est proposé de décrire non seulement la morphologie des feuilles du *Dactylis glomerata* en voie de développement, mais aussi la formation progressive de leur appareil conducteur libéroligneux. D'après lui (*loc. cit.*, p. 443-444 et fig. 4, A et B, p. 447), de part et d'autre du faisceau libéroligneux médian, qui est le premier formé et qui correspond à la pointe de la feuille, se développent ensuite des faisceaux latéraux qui sont d'autant plus jeunes qu'ils apparaissent plus loin du médian. Il oppose ce mode de différenciation fasciculaire à celui qu'offre l'*Iris germanica*, où le faisceau correspondant au médian du *Dactylis glomerata* serait absent et où il y aurait deux faisceaux principaux situés latéralement. Les figures jointes au texte, dont une, minuscule, prétend représenter une section transversale de bourgeon, témoignent comme le texte lui-même d'une observation aussi superficielle que rapide. En fait, ni les figures, ni le texte, ne sont l'expression de la réalité.

Je reprendrai donc la description détaillée du mode de différenciation de l'appareil conducteur libéroligneux chez le *Dactylis glomerata*.

On peut déjà s'en faire une idée à l'aide du microscope binoculaire par l'observation directe des très jeunes feuilles encore suffisamment transparentes ; les dessins VII, XIII, VI de la figure 2 en font foi. Mais le procédé fondamental est celui de l'étude de séries de coupes transversales intéressant une longueur suffisante du bourgeon terminal. J'ai décrit antérieurement les moyens techniques que j'ai mis en œuvre pour obtenir de telles séries de coupes dans de bonnes conditions.

Les sections représentées dans les figures 3, 4 et 6 appartiennent à une série de 420 coupes de $15\ \mu$ d'épaisseur, pratiquées dans la base d'une jeune plante issue de germination (I, fig. 3). Les feuilles F_1 , F_2 , F_3 étaient adultes, les deux premières même presque entièrement desséchées et laissant apparaître leurs bourgeons axillaires (x_1 , x_2). F_4 et F_5 , encore en voie d'allongement par la base, montraient leur limbe au-dessus de la gaine de F_3 . Les ébauches de quatre feuilles suivantes étaient individualisées ; F_6 atteignait environ $0\ m/m\ 8$; F_7 , $0\ m/m\ 15$; F_8 , $0\ m/m\ 03$; F_9 n'était qu'indiquée par une légère proéminence latérale. Ces quatre ébauches foliaires ne présentaient pas encore de gaine. La gaine de F_5 ne dépassait pas $0\ m/m\ 06$; son limbe avait déjà $5\ ^\circ/m$. F_4 , pour un



0 500μ

FIGURE 3. — *Dactylis glomerata*

- I : Ensemble de l'appareil aérien de la jeune plante issue de germination dont la base a servi à préparer une série de coupes transversales. Gr. nat.
- 102 : Ensemble d'une section transversale (coupe 102 de la série ci-dessus) passant immédiatement au-dessus du nœud de F_6 et intéressant tous les bourgeons axillaires, de x_1 à x_6 . La surface de section des préfeuilles a été pointillée. Les faisceaux conducteurs les plus importants ont seuls été indiqués dans chaque section de feuille. Gr. : 55.
- 110, 109, ..., 103, 101 : Portions des sections transversales correspondant aux coupes 110, 109, ..., 103, 101 de la même série. Tous les faisceaux conducteurs sont indiqués : quelques-uns sont passés de l'état de cordons procambiaux à l'état de faisceaux libéroligneux ; la partie libérienne de ceux-ci est pointillée ; leur partie ligneuse est hachurée ; il en sera de même dans les figures suivantes. Gr. : 90 (donné par l'échelle).

limbe de $7 \frac{c}{m}$, avait une gaine de $2 \frac{m}{m}$ 3 de longueur et sa ligule était nettement représentée. Enfin, les coupes n'intéressèrent que la gaine des feuilles antérieures à F_4 ; les trois dernières feuilles (F_7 et F_8), seules, ne présentaient pas encore de bourgeon axillaire (102, fig. 3).

L'apparition du premier cordon procambial correspondant à une jeune ébauche foliaire peut être saisie pour F_8 . Au nœud de cette feuille (106, fig. 3), on commence à distinguer ce cordon ; il s'étend vers le bas en direction rectiligne et verticale jusqu'au nœud de F_7 (103, fig. 3), en restant complètement indépendant sur tout son parcours des cordons procambiaux préexistant dans la tige. On ne peut encore l'apercevoir avec certitude dans la feuille elle-même. Par son extension vers le haut, il aurait donné naissance au faisceau libéroligneux de la nervure médiane de la feuille. Je le désignerai par M_8 .

Au nœud de F_7 (103, fig. 3), outre le cordon procambial médian M_7 de cette feuille, deux autres cordons, latéraux, que je désignerai par L_7 , sont nettement représentés sur la section transversale de la tige, quoique de taille un peu inférieure à celle de M_7 . Plus bas, dans la tige, ces trois cordons, formant la trace foliaire de F_7 , peuvent être suivis : l'un des L_7 jusqu'à la coupe 99 (fig. 4), où il devient transverse en se bifurquant au sommet du nœud de F_5 ; les deux autres, jusqu'à la coupe 96 (fig. 4), à la base du nœud de F_5 , où ils s'accolent latéralement à d'autres faisceaux. Dans la feuille, M_7 atteint presque le sommet (110, fig. 3) ; les deux L_7 ne dépassent pas la coupe 109 (fig. 3) ; enfin, à la base de la feuille (104, fig. 3), on commence à voir s'ébaucher simultanément deux nouveaux cordons procambiaux de part et d'autre de chacun des L_7 . Je désignerai par i_7 celui qui, dans chaque moitié de la feuille, placé à mi-distance entre le cordon médian et le latéral, est intermédiaire entre eux, et par m_7 celui qui est marginal. Les deux m_7 , symétriques des i_7 par rapport aux latéraux, peuvent être reconnus jusqu'à la coupe 107 (fig. 3) ; les deux i_7 sont un peu plus longs (108, fig. 3).

Au nœud de F_6 (101, fig. 3), le système de 7 faisceaux comprenant un médian, M_6 , deux latéraux, L_6 , et, de part et d'autre de chacun de ceux-ci, un intermédiaire, i_6 , et un marginal, m_6 , est bien établi et représente la compo-

tion de la trace foliaire de F_6 . A peu de distance au-dessus du nœud (104, fig. 3), de part et d'autre de chaque cordon latéral, un nouvel intermédiaire, i'_6 , et un nouveau marginal, m'_6 , font leur apparition à mi-distance entre les précédents et le cordon latéral. Presque en même temps, un troisième intermédiaire, i''_6 , et un troisième marginal, m''_6 , se différencient dans chaque moitié de feuille, mais en dehors des premiers et toujours symétriquement par rapport au cordon latéral. En suivant ces cordons vers le haut, on les voit se prolonger d'autant plus qu'ils sont de formation plus ancienne et qu'ils sont placés plus près du faisceau médian. Sur la coupe 120 (fig. 4), par exemple, les m''_6 n'existent plus ; sur la coupe 126 (fig. 4) les i''_6 ainsi que les m'_6 ne sont plus représentés ; sur la coupe 133 (fig. 4) il ne reste que les sept cordons de la base foliaire ; enfin, sur la coupe 138 (fig. 4) les deux m_6 ne figurent plus ; la coupe 147 (fig. 4) n'offre plus que les deux latéraux et le médian, lequel se prolonge seul jusqu'à la coupe 150 (fig. 4), non loin du sommet de F_6 , situé dans la coupe 153.

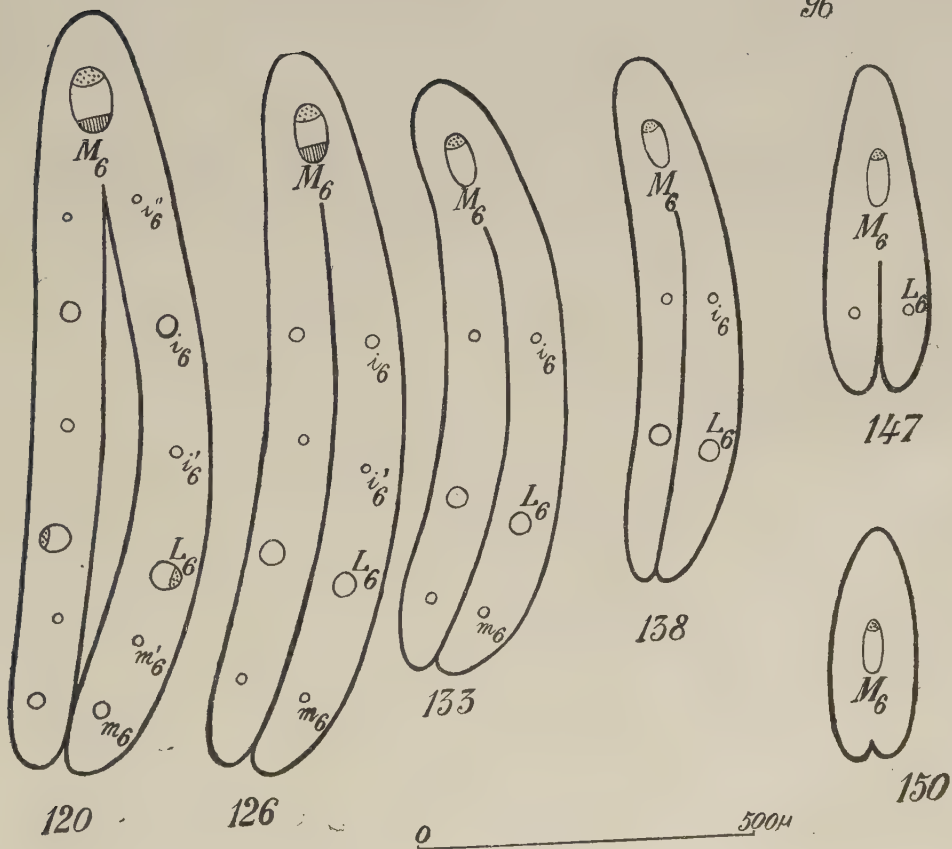
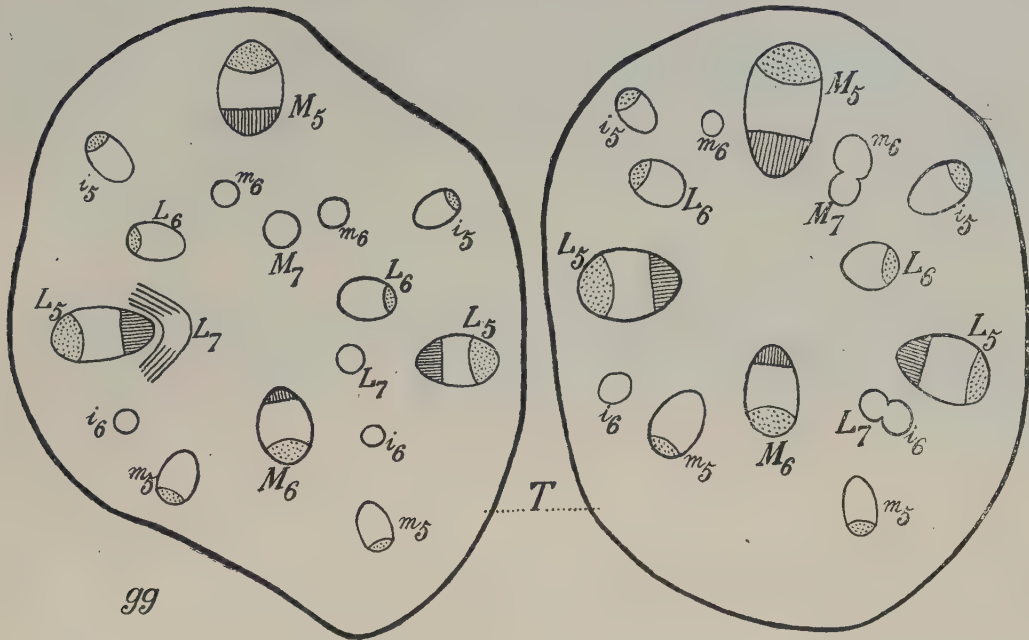
2. — LOI D'APPARITION DES CORDONS PROCAMBIAUX. CONSTITUTION DE L'ARC FOLIAIRE

Dès maintenant, en associant les résultats obtenus par l'observation directe au microscope binoculaire à ceux que fournit l'examen détaillé, tel qu'il vient d'être fait, d'une série de coupes transversales, il est possible d'établir la loi d'apparition des cordons procambiaux dans les feuilles du *Dactylis glomerata*.

Les cordons procambiaux, origine des futurs faisceaux libéroligneux, naissent indépendants, au niveau de la région méristématique dont l'activité produit la feuille, c'est-à-dire, pour le premier, dans la tige, immédiatement au-dessous du point végétatif terminal représentant l'ébauche foliaire à son début ; pour les deux suivants, dans la tige, au nœud ; pour les autres, enfin, dans la base foliaire, qui devient rapidement l'unique zone méristématique de la feuille. Ces cordons s'étendent ensuite progressivement vers le bas, dans la tige, formant, par leur ensemble, la trace foliaire de la feuille considérée. Ils se développent, d'autre part, dans la feuille, où ils demeurent sensiblement parallèles et équidistants. Le point végétatif terminal de la feuille, dont la vitalité est éphémère, intervient surtout pour fixer la position du premier cordon procambial, M, qui sera **médian** sur l'arc foliaire, lieu d'apparition des

FIGURE 4. — *Dactylis glomerata*

99, 96 : Sections transversales de la tige (T) correspondant aux coupes 99 et 96 de la même série que précédemment. Gr. : 90.
120, 126, ..., 147, 150 : Sections transversales de la feuille F_6 correspondant aux coupes 120, ..., 150 de la même série. Gr. : 90.



divers cordons. Les suivants naissent à peu près symétriquement par rapport à deux d'entre eux, dits **latéraux**, L, situés eux-mêmes aux deux extrémités de la base d'un triangle dont le cordon médian occuperait le sommet. Pour deux feuilles qui se suivent, les deux triangles correspondants MLL sont entrelacés de façon à rappeler le sceau de Salomon (102, fig. 3). Le cordon médian et les deux cordons latéraux d'une feuille constituent les éléments principaux de son organisation libéroligneuse. Les éléments supplémentaires, de nombre variable avec l'âge ou l'importance de la feuille, sont, pour chaque moitié de feuille : 1° des cordons qui se forment entre le médian et le latéral, et qui sont dits **intermédiaires** (i, i', i'', etc.) ; 2° des cordons qui apparaissent entre le latéral et la marge, et qui sont dits **marginiaux** (m, m', m'', etc.). Les intermédiaires et les marginaux naissent à mi-distance entre deux faisceaux antérieurement formés, quand l'intervalle qui sépare les deux faisceaux préexistants a pris, par accroissement intercalaire transversal, une largeur déterminée, toujours la même. La régularité et la symétrie habituelles qu'offre la distribution des intermédiaires et des marginaux traduit ainsi l'uniformité de la vitesse du développement transversal de la feuille de part et d'autre de chacun des latéraux, dans la zone méristématique basale.

On voit, par ce qui vient d'être décrit, combien l'opposition affirmée par Deinema entre le développement fasciculaire chez le *Dactylis glomerata* et chez l'*Iris germanica* perd de son importance : Deinema n'a pas su reconnaître les deux faisceaux latéraux du *Dactylis*, qui sont vraisemblablement équivalents à ceux de l'*Iris*.

La nomenclature particulière (cordons médians, latéraux, intermédiaires, marginaux) et le symbolisme correspondant (M, L, i, m) que j'ai utilisés ci-dessus ont été employés dans divers travaux antérieurs sur les Monocotylédones, notamment par Quéva (1893), Gravis (1898), etc.

Lignier (1914) a déduit une nomenclature différente de ses recherches anatomiques, ayant porté surtout d'ailleurs sur des Dicotylédones. Pour lui, l'arc foliaire, sur lequel des cordons procambiaux s'individualisent, en comprend un certain nombre de **principaux**, correspondant aux nervures principales de la feuille, et dont le premier formé est médian sur l'arc ; les autres se différencient progressivement à partir du premier et en allant vers les extrémités de l'arc ; d'autres cordons, dits **surnuméraires**, peuvent apparaître sur les flancs des cordons principaux, mais toujours suivant l'ordre de différenciation de ces derniers : les deux surnuméraires qui apparaissent d'abord étant de part et d'autre du cordon médian, lui-même le premier formé, etc. Les deux schémas I et II (fig. 5), reproduction de ceux de Lignier (p. 66, fig. 31, A et B), traduisent ce mode de constitution de l'arc foliaire.

La comparaison de ces schémas avec celui qui représente l'organisation libéroligneuse d'une feuille de *Dactylis glomerata* (fig. 5, III) est très suggestive.

Elle permet d'interpréter le type *Dactylis* comme présentant un arc foliaire à trois faisceaux principaux seulement (M et deux L) dont le médian, quoique

le premier formé, ne présente dans la suite aucun surnuméraire sur ses flancs ; tous les surnuméraires présents se forment symétriquement par rapport aux deux latéraux et paraissent faire partie de leur système propre.

Le type d'arc foliaire du *Dactylis* pourrait donc être envisagé comme un cas particulier du type général tel qu'il est décrit par Lignier ; mais ses particularités sont néanmoins suffisantes pour justifier l'emploi d'une terminologie spéciale, et si on les rencontre avec quelque fréquence dans le groupe des Monocotylédones, elles mériteront qu'on leur accorde une sérieuse attention : elles peuvent en effet correspondre aux différences fondamentales qui séparent les feuilles des Dicotylédones de celles des Monocotylédones en général, et peut-être servir à les expliquer.

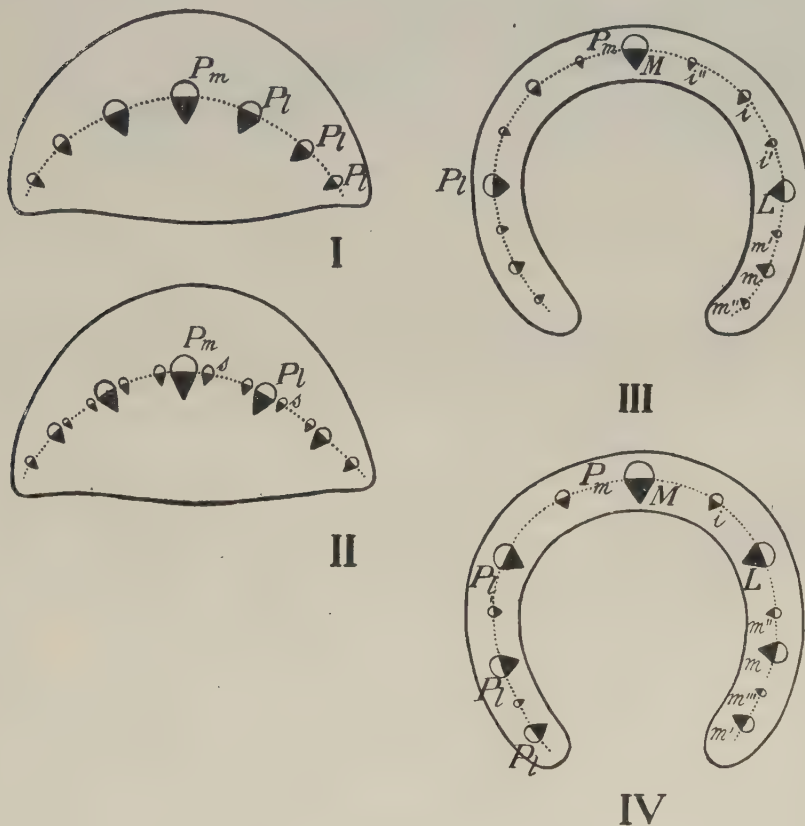


FIGURE 5

Schémas comparés d'arcs foliaires chez les Dicotylédones et chez le *Dactylis glomerata* (III) et l'*Oryza sativa* (IV). I et II, d'après Lignier (1914), p. 66, figure 31, A et B ; arcs foliaires de complexité croissante à faisceaux libéroligneux isolés. En I, il n'existe que des faisceaux principaux : P_m , f. p. médian ; P_l , f. p. latéraux. En II, les faisceaux principaux présentent des faisceaux surnuméraires (s) sur leurs bords.

3. — DIFFÉRENCIATION ULTÉRIEURE DES CORDONS PROCAMBIiaux

L'ordre suivant lequel s'effectue la différenciation des cordons procambiaux en faisceaux libéroligneux, étudiée sur une section transversale au niveau de la base foliaire, correspond étroitement à l'ordre d'apparition des cordons sur l'arc foliaire. C'est ainsi que, pour F_5 (fig. 6, F_5 , 102), M_5 a déjà un groupe libérien comprenant une dizaine d'éléments et un groupe ligneux comprenant trois trachées radiales ; les L_5 n'ont que quatre ou cinq éléments libériens et une seule trachée ; les i_5 et les m_5 n'ont que leur premier élément libérien sans élément ligneux ; enfin, les i'_5 , i''_5 , m'_5 , m''_5 , sont encore entièrement à l'état procambial.

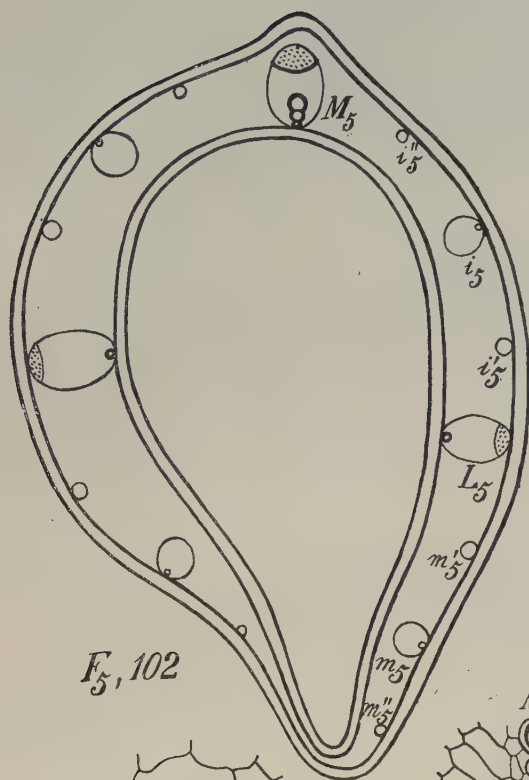
Il est à remarquer, d'autre part, que les cordons procambiaux se forment d'autant plus près de la surface externe (dorsale ou inférieure) d'une feuille qu'ils sont de naissance plus tardive ; ils sont en même temps de moins en moins capables de se différencier en faisceaux libéroligneux complets, avec bois et liber, et les derniers formés ne deviendront que des faisceaux fibreux. A l'état adulte, l'importance des divers faisceaux d'une feuille, leur composition histologique et leur position correspondent à leur âge relatif.

Pendant le temps relativement court où la portion terminale du limbe est encore le siège d'un accroissement intercalaire, les cordons procambiaux continuent à se différencier vers le haut ; et, comme le limbe va en s'effilant, ils deviennent convergents et finissent par s'appliquer latéralement les uns sur les autres. Ceux qui avoisinent la région médiane peuvent s'élever dans le limbe plus haut que les marginaux. Ces derniers, par leur confluence, finissent par constituer un faisceau continu parallèlement à la marge, comme on peut le voir déjà en VI sur la figure 2.

Aussitôt que le sommet du limbe a terminé sa croissance, c'est l'accroissement intercalaire basal de la feuille qui détermine l'allongement des faisceaux ; ceux-ci doivent donc être, dans la feuille, abstraction faite de la région apicale, à un état d'autant plus jeune qu'on les considère plus près de la base foliaire.

FIGURE 6. — *Dactylis glomerata*

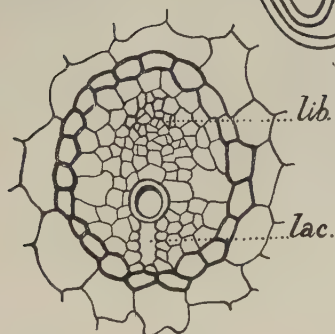
- F_5 , 102 : Section transversale vers la base de la feuille F_5 (coupe 102 de la série étudiée), montrant la position relative et l'état de différenciation des faisceaux conducteurs. Gr. : 180.
 420 et 100 : Sections transversales du faisceau libéroligneux médian M_4 de la feuille F_4 à deux niveaux différents (coupes 420 et 100 de la série) ; lib., liber ; lac., lacune. Gr. : 500.
 F_4 , 244 : Schéma de la section transversale de la feuille F_4 au niveau d'insertion de la partie médiane de la ligule (l) ; ép., épidermes ; éc., zones de recloisonnement tangentiel de l'assise corticale sous-épidermique. Gr. : 100.
 244 : Détail d'une partie de la section précédente, dans la région d'insertion de la ligule (l) Gr. : 500.
 109 : Détail d'une partie de la section transversale de la feuille F_5 , dans la région d'insertion de la ligule (l). Gr. : 500.
 F_4 , 102 : Schéma d'une section transversale de la feuille F_4 dans la région méristématique basilaire de la gaine. Gr. : 100.



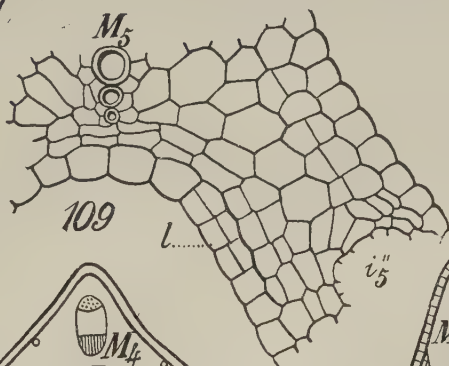
F₅, 102



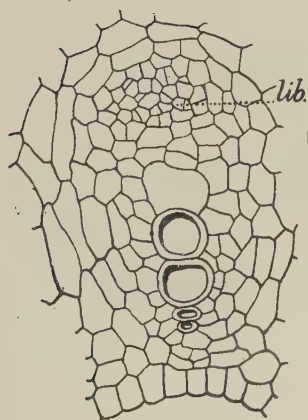
244



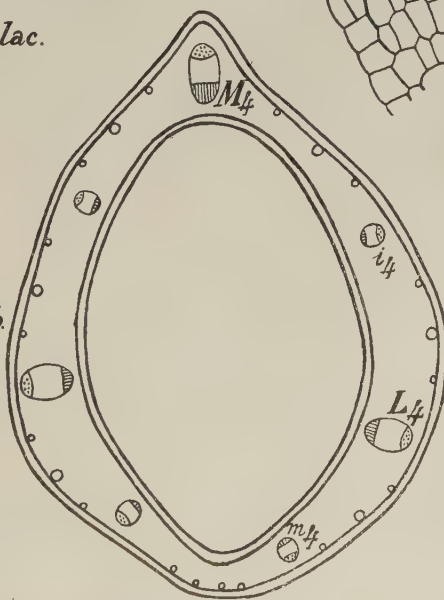
420



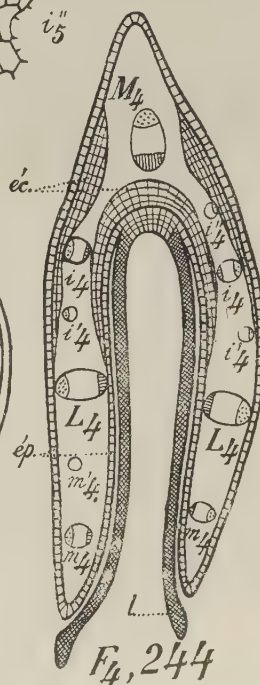
109



100



F₄, 102



F₄, 244

Le faisceau M_4 , par exemple, considéré à la base de la feuille, se montre pourvu seulement de trachées radiales (100, fig. 6) : quatre sont complètement différenciées, une cinquième est en voie d'organisation ; la gaine séparatrice du faisceau n'est pas caractérisée. Au contraire, en le considérant aussi haut que le permet la série de coupes obtenue (420, fig. 6), on voit que la gaine séparatrice est bien distincte, ses éléments présentant déjà une membrane nettement épaissie, que les gros vaisseaux latéraux sont en voie de différenciation et que, des trachées radiales primitives, il ne reste que la dernière, toutes les autres ayant disparu pour donner naissance à la lacune qui caractérise les faisceaux adultes dans la feuille.

Il faut néanmoins remarquer que le limbe n'a pas terminé son accroissement en longueur lorsque la gaine commence elle-même à s'allonger ; à partir de ce moment, le limbe et la gaine s'accroissent chacun par une zone méristématique basale, l'activité de celle du limbe devant d'ailleurs s'éteindre la première après avoir assuré l'épanouissement de cet organe. Tant que la base du limbe est en état méristématique, on peut donc y trouver des faisceaux à un état de différenciation moins avancé que dans la région supérieure de la gaine.

La destruction des trachées radiales primitives est la conséquence de l'étirement considérable provoqué par l'accroissement intercalaire longitudinal ; les cellules du voisinage, moins différenciées, ayant conservé leur pouvoir de division, contribuent à l'étirement par un recloisonnement transversal répété ; les trachées, éléments parvenus au terme de leur évolution, ne peuvent offrir qu'une résistance passive et bientôt surmontée : elles sont déchirées en tronçons et ne tardent pas à disparaître.

Au nœud, où l'accroissement intercalaire longitudinal ne se manifeste pas sensiblement, le faisceau offre des caractères tout différents, étudiés en dernier lieu par Chrysler (1906). Mais, dans les régions internodales de la tige, les faisceaux présentent les mêmes caractères que dans la feuille, parce qu'ils y sont soumis à la même cause transformatrice : un puissant accroissement intercalaire longitudinal. C'est encore à la même cause qu'il faut rapporter, vraisemblablement, les différences observées dans l'activité de la zone cambiale, aux nœuds d'une part, dans les entrenœuds et dans les feuilles d'autre part.

4. — ORIGINE ET CONSTITUTION DE LA LIGULE

L'examen de la série des coupes qui intéressent la région ligulaire de la feuille F_4 permet de saisir les rapports anatomiques de la ligule avec le reste de la feuille.

En raison de l'obliquité déjà décrite du plan contenant la ligne d'insertion ligulaire par rapport à la surface foliaire, une section transversale passant par le point le plus élevé de l'insertion, en face de la nervure médiane, coupera la

ligule dans sa partie libre partout ailleurs. C'est le cas représenté dans le schéma F₄, 244 (fig. 6). Il faudrait descendre dans la série de la coupe 244 à la coupe 234, c'est-à-dire de 150 μ , pour trouver l'insertion ligulaire sur les marges de la feuille. Toutes les sections intermédiaires intéressent donc une partie de cette insertion.

La coupe 244 (fig. 6, 244) montre nettement, au niveau de l'insertion de la partie médiane de la ligule, la disposition sériée des cellules ligulaires par rapport aux cellules épidermiques de la feuille. La même observation peut être répétée aux divers points de l'insertion, sur les coupes inférieures. La ligule apparaît donc ici comme une simple prolifération de l'épiderme foliaire ventral.

La disposition particulière du tissu sous-jacent permet d'ailleurs de s'en assurer encore mieux. L'assise cellulaire sous-épidermique est en effet le siège d'un recloisonnement tangentiel actif au voisinage de l'insertion ligulaire ; sur la ligne médiane ventrale, on peut reconnaître le tissu secondaire ainsi produit de la coupe 240 à la coupe 248, c'est-à-dire sur 60 μ de part et d'autre de l'insertion. Et, comme les séries sous-épidermiques alternent avec les séries épidermiques, il est facile de vérifier, à l'insertion même, qu'elles ne prennent aucune part à la constitution de la ligule.

L'assise située sous l'épiderme dorsal montre la même activité génératrice que la précédente (fig. 6, 244 et F₄, 244) et dans les mêmes limites, quoiqu'un peu plus faible.

L'examen des coupes de la feuille F₅, de la coupe 103, passant au sommet marginal de la gaine, à la coupe 110, qui correspond à l'insertion ligulaire médiane, permet de surprendre la formation de la ligule presque à son début. On y aperçoit (109, fig. 6) la première division tangentielle de l'épiderme qui déterminera la saillie linéaire, première ébauche de la ligule. On y trouve déjà également les premiers recloisonnements tangentiels des assises sous-épidermiques ventrale et dorsale, mais ils sont alors étroitement limités à la région où l'épiderme lui-même est en voie de cloisonnement. Pendant la constitution de la ligule, comme d'ailleurs pendant tout le temps qu'il contribue à l'accroissement longitudinal du limbe, le tissu de la région basilaire de cet organe reste en état méristématique. C'est ainsi que les deux épidermes n'y montrent encore aucune différenciation stomatique, alors qu'un peu plus haut les stomates en voie de formation abondent ; on en trouve également un peu plus bas, sur l'épiderme dorsal de la gaine.

Arrivée à l'état adulte, la ligule a conservé dans toutes ses parties une structure très simple et, en particulier, l'appareil conducteur libéroligneux n'y est pas représenté.

Elle semble donc, dans la feuille végétative du *Dactylis glomerata*, un organe tout à fait accessoire ; sa formation tardive, sans aucun retentissement sur la structure libéroligneuse fondamentale de la feuille, structure déjà établie dans ses traits principaux quand la ligule apparaît, son développement plus ou moins imparfait, ou même nul, dans les feuilles où le limbe est lui-même très réduit, tout s'accorde avec cette manière de voir.

5. — VARIATIONS DANS L'ORGANISATION LIBÉROLIGNEUSE DES FEUILLES

L'édification progressive de l'appareil conducteur libéroligneux dans la feuille, telle qu'elle a été décrite jusqu'ici, conduit à une complication très variable de cet appareil dans les feuilles adultes, comme on peut le penser en songeant à l'importance des variations morphologiques que ces feuilles présentent sur une même tige et qui ont été signalées dans un chapitre antérieur.

On peut s'en rendre compte par la comparaison du limbe adulte d'une feuille F_1 , comme celle de la figure 2 (I), où il n'existe en tout que sept faisceaux (le médian, les deux latéraux, deux intermédiaires et deux marginaux) et du limbe très jeune d'une feuille telle que F_6 de la même figure (VI), où 27 faisceaux sont déjà ébauchés (six intermédiaires et autant de marginaux de part et d'autre de chacun des latéraux).

Nous ne suivrons pas toutefois le détail de cette complication, même lorsqu'interviennent des faisceaux transverses formant des barres d'union entre les faisceaux longitudinaux, parce que le plan fondamental de l'organisation libéroligneuse de la feuille ne s'en trouve pas modifié et parce que c'est la structure de la feuille adulte qui est le mieux connue.

Nous nous arrêterons, par contre, sur certaines irrégularités du développement de l'arc foliaire, importantes à considérer pour comprendre l'organisation de la préfeuille.

Ces irrégularités peuvent se présenter accidentellement dans une série de feuilles à structure régulière, et sans qu'on puisse les rapporter à une cause bien évidente. C'est ainsi que la feuille F_4 (fig. 6, F_4 , 224), de la série précédemment étudiée, a le côté gauche de son limbe (celui que l'observateur a à sa gauche en regardant la feuille par sa face ventrale ou interne) régulièrement constitué, tandis que le côté droit est dissymétrique : à un accroissement intercalaire transversal réduit du côté marginal, accéléré au contraire du côté médian, correspond la différenciation d'un seul faisceau marginal pour trois intermédiaires. Les irrégularités que présente le limbe tendent d'ailleurs à s'effacer dans la gaine, comme on peut en juger par la comparaison des coupes 102 et 244 de F_4 (fig. 6). Ceci témoigne en outre de l'indépendance relative des zones méristématiques basales de la gaine et du limbe.

La dissymétrie foliaire offre plus d'intérêt quand elle est en rapport avec une dissymétrie de situation de la feuille et qu'on peut établir entre l'une et l'autre une relation vraisemblable de cause à effet. C'est ce qui se présente fréquemment pour les premières feuilles d'un bourgeon axillaire.

FIGURE 7. — *Dactylis glomerata*

Sections transversales dans deux bourgeons axillaires d'âge différent. Le tissu de l'axe-support est figuré par des hachures croisées; celui de la feuille axillante, par du pointillé. T, tige; P, préfeuille. Voir l'explication détaillée dans le texte. Gr. : 100.

Les sections transversales de bourgeons axillaires représentées dans la figure 7 correspondent à deux cas où la dissymétrie foliaire est particulièrement accentuée. Ces sections font partie d'une série de 320 coupes de $5\ \mu$ d'épaisseur pratiquées dans un bourgeon terminal de tige de *Dactylis glomerata* préalablement fixé au liquide de Carnoy ; il avait été dépouillé de toutes ses parties assez âgées pour être déjà incrustées de silice ; les coupes ont été colorées par l'application de la méthode de Benda.

Les coupes 167, 171, 176, 187 intéressent un bourgeon ayant déjà deux feuilles individualisées au-dessus de la préfeuille. La coupe 176 passe immédiatement au-dessus du nœud de F_2 ; le cordon procambial médian (M_2) de cette feuille est déjà distinct ; mais, tandis que son côté droit est très réduit, son côté gauche est bien développé et présente même les premières traces du cordon procambial latéral correspondant (L_2).

La feuille F_1 offre la même dissymétrie ; mais ici, c'est le côté droit dont le développement est le plus avancé ; trois cordons procambiaux (L_1 , i_1 , m_1) y sont déjà représentés, alors que dans le côté gauche L_1 fait seulement son apparition.

Il est extrêmement important de remarquer que, pour les deux feuilles, c'est le côté appartenant à la face du bourgeon adossée à la tige-support (face postérieure) qui manifeste le plus précoce et le plus grand développement.

La coupe 171, passant vers le sommet de F_2 , montre F_1 à un niveau où sa structure correspond à celle de F_2 dans la coupe 176.

Les coupes 136 à 157 intéressent un bourgeon plus jeune que le précédent ; la première feuille au-dessus de la préfeuille commence seulement à s'accuser, mais elle montre la même disposition que dans le premier cas.

6. — STRUCTURE ET VALEUR MORPHOLOGIQUE DE LA PRÉFEUILLE

Si l'on compare maintenant, dans toutes ces coupes, la préfeuille aux premières feuilles fortement dissymétriques, on acquiert la conviction qu'elle n'est, elle-même, que la première feuille du bourgeon, celle où la dissymétrie est et demeure le plus accusée. Sa carène principale, alterne-distique avec la nervure médiane de la feuille suivante, renferme son cordon procambial médian (M_0), le premier constitué (voir coupes 136 à 157) ; son autre carène est occupée par l'un de ses cordons procambiaux latéraux (L_0), qui se forme avant l'autre. Ce dernier n'apparaît pas encore dans les deux bourgeons jeunes de la dernière série de coupes, mais il est bien marqué, quoique de constitution histologique plus simple, dans des bourgeons plus âgés, comme celui de la figure 8 (95) et qui appartient à la première série de coupes (bourgeon axillaire x_2 de la feuille F_2 , voir 102, fig. 3).

L'étude de bourgeons axillaires d'âges divers prouve que c'est dans la plus forte carène qu'a lieu non seulement la première apparition d'un cordon

procambial, mais encore la différenciation libéroligneuse la plus précoce de ce cordon. On le voit par exemple dans la figure 8 (96), où le cordon procambial M_0 , comme son opposé M_1 , présente son premier élément libérien tandis que le L_0 est encore entièrement à l'état procambial.

Un bourgeon axillaire vigoureux et âgé, comme celui de la figure 8 (A), ayant sept feuilles individualisées au-dessus de la préfeuille, laquelle est adulte et déjà déchirée dans sa partie supérieure, montre, qu'en dehors de ses trois

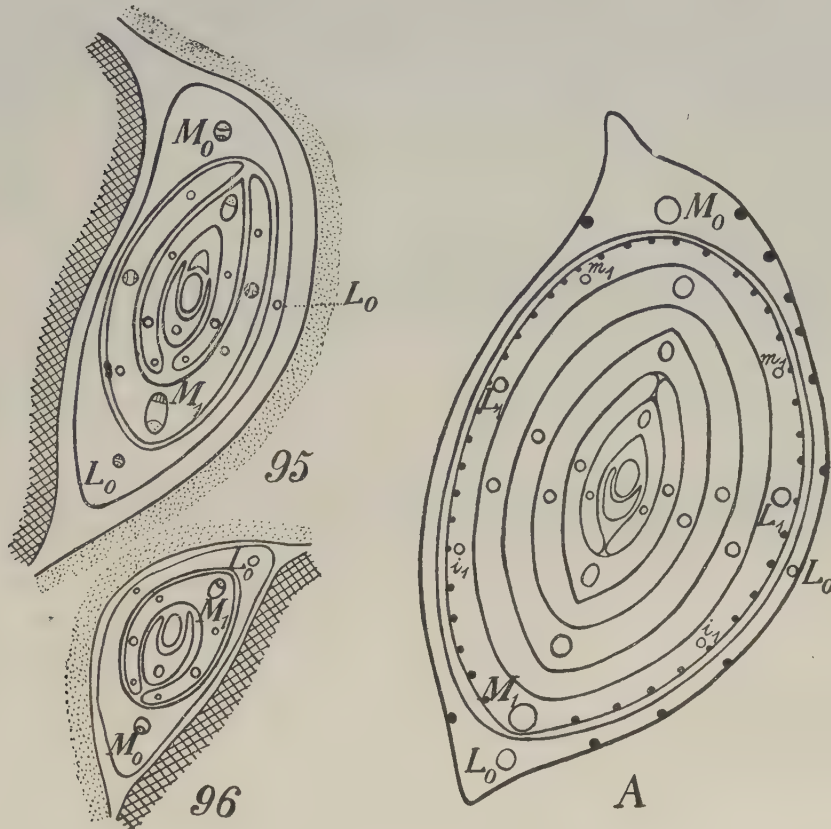


FIGURE 8. — *Dactylis glomerata*

Sections transversales de bourgeons axillaires d'âges divers.

95 et 96 : Bourgeons x_2 et x_3 de la jeune plante représentée en I, figure 3 ; portions des coupes 95 et 96 de la série précédente. Gr. : 100.

A : Section transversale appartenant à une série spéciale à un bourgeon âgé. Gr. : 75.

Voir l'explication détaillée dans le texte.

faisceaux libéroligneux principaux (M_0 , deux L_0), d'autres faisceaux, uniquement fibreux, sont présents dans la gaine. La feuille F_1 , du même bourgeon, elle-même adulte et dont tout le système fasciculaire est également figuré, n'a

que sept faisceaux libéroligneux (M_1 , deux L_1 , deux i_1 , deux m_1) et un assez grand nombre de petits faisceaux fibreux d'inégale importance.

Il résulte de cet ensemble d'observations que le faisceau L_0 de la carène de la préfeuille adjacente à la nervure médiane de la feuille F_1 ne peut être le faisceau médian d'une feuille spéciale, opposée à celle que constituerait l'autre carène : car, dans la série phyllotaxique du bourgeon, celle-ci devrait être alors la seconde feuille et par conséquent son faisceau médian M_0 devrait se différencier après L_0 et non avant.

On ne peut pas davantage admettre l'atrophie par compression d'un faisceau, opposé au médian de la feuille axillante, et qui serait lui-même le médian de la préfeuille : car on ne s'expliquerait plus que les faisceaux latéraux postérieurs des feuilles suivantes (L_1 , L_2 , fig. 7, 176), placés cependant à peu près dans les mêmes conditions que le faisceau supposé atrophié, soient précisément les premiers et les plus développés.

En définitive, la préfeuille du *Dactylis glomerata*, comme le faisaient déjà prévoir la morphologie et l'ontogénie comparées, doit être considérée, d'après les données de l'anatomie ontogénique, comme une feuille unique, alternedistique avec la feuille suivante du bourgeon ; le côté de la préfeuille compris entre le bourgeon et la tige-support se développe plus tôt, plus vite et davantage que le côté externe, comme cela se présente fréquemment pour les premières feuilles suivant la préfeuille. Ce n'est donc pas la pression qui intervient en premier lieu pour donner à la préfeuille ses caractères particuliers, mais la situation dissymétrique de l'axe secondaire dont elle est le premier appendice. C'est à la pression néanmoins qu'on doit attribuer : 1° la configuration bicarénée de la préfeuille adulte, dont le côté adossé reste mince et épouse la forme de l'axe-support dans la région de contact ; 2° le fait que le premier faisceau latéral se différencie sensiblement à l'opposé du médian et non entre le bourgeon et l'axe-support.

e) Conclusions du Chapitre IV

L'étude qui vient d'être faite a mis en relief, pour la feuille du *Dactylis glomerata*, un certain nombre de caractères essentiels qui sont condensés dans les conclusions suivantes :

Le limbe naît et s'accroît le premier, d'abord par l'activité éphémère de son point végétatif terminal, puis par le fonctionnement prolongé d'une zone méristématique basale. Pendant sa croissance, son appareil conducteur libéroligneux s'édifie rapidement ; le système fasciculaire qui constitue cet appareil est formé de faisceaux indépendants à l'origine et dont trois en dominent toute l'économie : un médian, le premier ébauché, correspondant au point végétatif terminal et à la nervure médiane de la feuille, et deux latéraux. L'apparition progressive d'autres faisceaux, intermédiaires et marginaux, en nombre plus ou moins grand, se fait en règle générale symétriquement par rapport aux deux

latéraux, comme l'accroissement en largeur de la zone méristématique basale où ils naissent d'abord.

Avant que le limbe ait achevé sa croissance, au-dessous de la zone méristématique basale qui la provoque, une zone méristématique nouvelle se constitue dans l'anneau caulinaire servant de soubassement au limbe, lequel est ainsi peu à peu soulevé au sommet d'une gaine généralement close, à accroissement intercalaire basal propre. A la limite entre le limbe et la gaine, aussitôt que celle-ci commence à s'allonger, l'épiderme ventral de la feuille prolifère pour donner naissance à la ligule.

Le développement de la gaine et de la ligule ne modifie pas le plan fondamental de la structure libéroligneuse foliaire. La ligule reste d'ailleurs dépourvue de faisceaux, et elle ne se constitue que plus ou moins imparfaitement quand le limbe lui-même perd de son importance relative.

Dans la gaine, comme dans le limbe, les faisceaux libéroligneux longitudinaux naissent et demeurent sensiblement parallèles et équidistants, ce qui est en rapport étroit avec le mode d'accroissement intercalaire basal auquel la feuille doit presque tout entière son origine.

L'organisation libéroligneuse foliaire régulière, habituelle pour les feuilles moyennes et supérieures d'un rameau, ne se rencontre pas à l'origine de celui-ci, en raison de la situation dissymétrique du bourgeon axillaire ; la première feuille au moins de la nouvelle série phyllotaxique, dont le plan médian coupe à 90° le plan médian de la série précédente à laquelle la feuille axillante appartient, développe plus tôt et plus fortement la partie adossée de son limbe que sa partie externe ; cette feuille, dite préfeuille, à limbe très réduit, à ligule absente, devient bicarénée par le fait de la pression qu'exerce la feuille axillante sur le bourgeon axillaire, lequel s'aplatit contre l'axe-support ; le système fasciculaire libéroligneux de la préfeuille ne comprend que le faisceau médian, occupant l'une des carènes, le faisceau latéral de la partie adossée, occupant l'autre carène et, plus ou moins bien représenté, l'autre faisceau latéral, dans la partie externe.

CHAPITRE V. — LA FEUILLE DANS L'APPAREIL VÉGÉTATIF DE DIVERS TYPES DE GRAMINÉES COMPARÉS AU TYPE *DACTYLIS*

Il importe maintenant de rechercher, par l'étude de la feuille dans l'appareil végétatif d'autres types de Graminées, si, et dans quelle mesure, les conclusions relatives au type *Dactylis* offrent un caractère de généralité.

L'application à toute la famille des procédés d'investigation qu'une telle étude exige, notamment en ce qui concerne l'anatomie ontogénique, ne peut être qu'une œuvre de très longue haleine. Etant donné le cadre limité de ce

travail, j'ai dû choisir le petit nombre des espèces que je pouvais examiner dans ces conditions. Mais, mon choix ayant porté sur des genres appartenant aux trois séries des Poëoïdées, des Panicoïdées et des Bambusoïdées habituellement distinguées par les systématiciens dans la famille des Graminées, ce travail de comparaison, quoique très incomplet pour une famille à laquelle Hackel attribue au moins 3.500 espèces, présentera néanmoins une valeur assez générale.

D'ailleurs, je ne décrirai pas en détail chaque cas étudié comme je l'ai fait pour le *Dactylis glomerata*; mais, afin d'éviter les redites et de mieux faire ressortir la valeur et l'importance des ressemblances et des différences, je grouperai les résultats de mes observations sous deux chefs principaux :

1° Morphologie foliaire comparée;

2° Organisation libéroligneuse foliaire, considérée dans ses traits essentiels.

a) Morphologie foliaire comparée

1. — BASE DU LIMBE

a) Pétiole

C'est surtout la base du limbe qui présente, chez les Graminées, des particularités méritant de fixer l'attention.

Cette base peut, quand elle ne participe pas à un accroissement en largeur important du reste du limbe, faire prendre à celui-ci une forme d'ensemble plus ou moins elliptique au lieu de la forme rubanée habituelle; si, en outre, elle s'épaissit perpendiculairement au plan de la feuille, si elle manifeste un accroissement intercalaire longitudinal propre, elle peut affecter l'aspect d'un pétiole plus ou moins long.

Comme d'ailleurs pour les feuilles des Dicotylédones, le pétiole se différencie également ici en dernier lieu. On sait que de tels pétioles existent chez les Bambusoïdées. Ils sont à homologuer avec la zone blanchâtre de la base du limbe décrite chez le *Dactylis glomerata* et qui se retrouve chez la plupart des Graminées.

Quant à la question de leurs rapports avec les pétioles des Dicotylédones, elle ne pourra être discutée avec fruit que plus tard.

b) Appendices latéraux

Une autre modification éprouvée par la même région, et qui est en quelque sorte opposée à la précédente, consiste dans la production d'appendices latéraux plus ou moins falciformes à l'état adulte, qui donnent à l'ensemble du limbe une forme un peu hastée.

De tels appendices existent dans les genres *Hordeum*, *Triticum*, *Lolium*, etc. L'intérêt particulier de leur étude vient de ce que Celakowsky (1897) a cru

trouver en eux des organes homologues du lobule ou épiblaste dans l'embryon des Graminées.

Chez l'*Hordeum distichum* L., par exemple, ils se développent tardivement, alors que l'appareil conducteur de la feuille est déjà différencié. Il suffit de

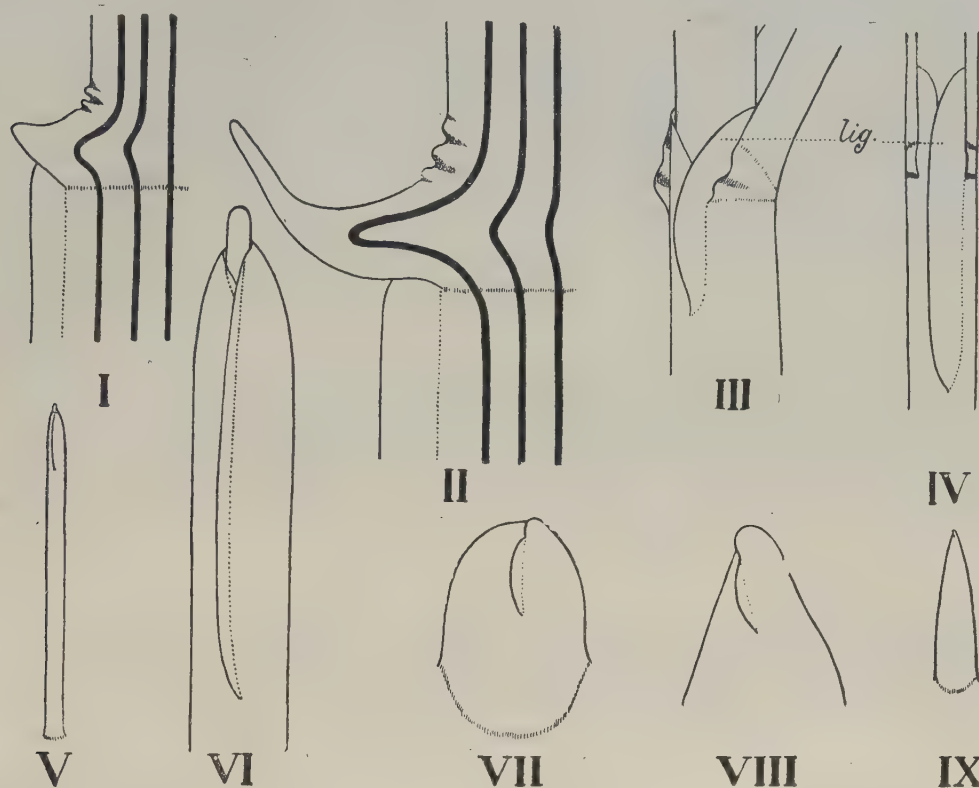


FIGURE 9. — Morphologie foliaire com arée

- I et II : *Hordeum distichum* L., appendices falciformes de la base du limbe à deux stades différents de développement. Le bord libre du limbe est plus ou moins godronné au-dessus de l'appendice ; sur le dessin, le bord libre membraneux de la gaine est limité par une ligne pointillée partant du point marginal d'insertion du limbe. Trois nervures marginales, plus ou moins courbées au niveau de l'appendice, ont été représentées. Gr. : 15.
- III : *Lolium perenne* L., région ligulaire de F_1 d'un jeune bourgeon axillaire ; F_1 était adulte. La région de base de cette feuille ne présente pas les appendices falciformes des feuilles supérieures ; pour un limbe de 40 millimètres de longueur, elle avait une gaine fermée de 23 millimètres et une gaine ouverte de 1 millimètre seulement ; lig., ligule. Gr. : 15.
- IV : *Poa annua* L., région ligulaire de F_1 d'un jeune bourgeon axillaire ; longueur : 1° de la gaine fermée, 10 millimètres ; 2° de la gaine ouverte, 2 millimètres ; lig., ligule. Gr. : 15.
- V : *Avena sativa* L., bourgeon axillaire à préfeuille adulte, mais non encore déchirée par le déploiement de F_1 , dont on aperçoit seulement la pointe au sommet. Vu par la face externe. Gr. nat.
- VI : Région supérieure du même bourgeon, montrant la portion ouverte de la gaine avec la bordure membraneuse de sa lèvre recouvrante. Gr. : 7.
- VII : *Psamma arenaria* Rœm. et Sch., bourgeon axillaire encore inclus dans sa préfeuille ; on voit la portion ouverte de la gaine de celle-ci. Vu par la face externe. Gr. : 15.
- VIII et IX : *Arundinaria japonica* Sieb. et Zucc., bourgeon axillaire encore inclus dans sa préfeuille ; en IX, ensemble du bourgeon (gr. nat.) ; en VIII, région supérieure montrant la portion ouverte de la gaine (gr. : 15). Vu par la face externe.

constater que les nervures marginales sont déviées à leur niveau, de façon à constituer des angles plus ou moins prononcés dont le sommet s'avance dans l'appendice, pour se rendre compte que leur origine est bien dûe à un tardif accroissement intercalaire en largeur de la base du limbe (I et II, fig. 9).

Les feuilles primordiales ne présentent pas de tels appendices. Cette remarque importante a déjà été faite par Raunkier et Lund (cités par Domin, 1911, page 108). Elle permet de penser qu'il s'agit là d'organes apparus tardivement au cours de l'évolution phylogénique, comme ils apparaissent tardivement au cours du développement ontogénique foliaire ; ils représentent une complication accessoire dans les feuilles les plus hautement différenciées.

Pour leur homologuer le lobule ou épiblaste, Celakovsky a dû concevoir un type intermédiaire hypothétique, à gaine fermée, et dans lequel les deux appendices seraient devenus concrescents en une pièce unique à l'opposé de la nervure médiane du limbe. Cet auteur a d'ailleurs cru trouver dans le genre *Melica* (fig. 10, A, p. 60) un cas voisin de son type hypothétique ; mais ici, l'organe appendiculaire supposé occupe exactement la place de la partie antérieure de la ligule et, comme le montre l'étude ontogénique et anatomique, rien ne permet de penser qu'il ne soit pas une partie intégrante de la ligule.

2. — GAINÉ ET LIGULE

a) Fréquence relative des gainées fermées chez les Graminées

Les caractères morphologiques décrits pour la gaine et la ligule chez le *Dactylis glomerata* ont été observés depuis longtemps et des gainées fermées ont été signalées chez nombre d'autres espèces de Graminées.

Mais il n'est pas sans intérêt d'y revenir, car l'apostrophe de Duval-Jouve (1869, p. 107) n'a pas perdu toute son actualité : « Eh bien, malgré cela, telle est la force de la tradition, que dans des flores toutes récentes et dans des traités généraux, on trouve encore comme caractère distinctif des Graminées : « famille à gainées fendues..., gainées à bords non soudés... », quand il y a un tiers des Graminées sur lesquelles ce caractère n'existe pas et qui ont la gaine tubuleuse, soit sur sa partie inférieure, soit sur toute sa longueur ».

Duval-Jouve rappelait auparavant que de nombreux observateurs, notamment Adanson (1763), Koeler (1802), Lestiboudois (1819), Dupont (1819), Clauson (1859), avaient insisté sur l'existence de gainées fermées chez les Graminées.

Hackel (1887) mentionne à cet égard : toutes les Seslériées, beaucoup de *Poa* (*pratensis* L., *trivialis* L., *alpina* L.), *Bromus* (*inermis* Leyss., *erectus* Huds.), *Briza*, *Melica*, *Dactylis*, *Glyceria fluitans* Brown, etc.

L'examen des gainées à l'état adulte peut, il est vrai, souvent faire illusion, parce qu'à ce stade les gainées, qui étaient primitivement fermées, ont dû se

déchirer pour livrer passage aux feuilles plus jeunes ou aux inflorescences ; c'est vraisemblablement à cette cause qu'il faut attribuer cette conception ancienne et encore trop répandue que les gaines fermées font défaut, ou au moins constituent de rares exceptions, chez les Graminées.

Wettstein (1908), par réaction sans doute, décrit les feuilles graminéennes comme pourvues d'une gaine « ouverte ou fermée », sans spécifier la fréquence relative des deux dispositions.

b) Gainés mixtes

D'après les descriptions classiques, d'ailleurs, on pourrait croire que la gaine des Graminées est soit ouverte, soit fermée, et que les deux états s'excluent réciproquement dans une même espèce. Ils peuvent, au contraire, coexister dans une même feuille, comme on l'a vu pour le *Dactylis glomerata*, et comme Clauson (1859) l'avait déjà parfaitement établi pour de nombreuses espèces.

Une des conclusions des recherches de cet auteur est particulièrement à retenir : « Je crois qu'on peut avancer, dit-il (p. 200), que dans la majorité des cas, si ce n'est dans tous, les gaines des feuilles primordiales sont tubuleuses, et que, dans les plantes où la fissure existe, celle-ci est d'autant plus profonde que la feuille est plus haut placée sur l'axe ».

Cette proposition a été vérifiée dans son ensemble par Trécul (1878), et mes observations la confirment également.

C'est ainsi que chez le *Poa annua* L., la portion ouverte de la gaine, peu importante dans les premières feuilles que porte une tige, devient, en fin de compte, prédominante dans la dernière feuille avant l'inflorescence. Par exemple, F₁ d'un jeune bourgeon axillaire avait un limbe de 25 m/m de long, une gaine ouverte de 2 m/m et une gaine fermée de 10 m/m (IV, fig. 9). La préfeuille de ce bourgeon ne présentait aucune trace de gaine ouverte au niveau de son ouverture terminale. Pour une feuille F₇, précédant l'inflorescence, dans un autre échantillon, ces longueurs, comparées à celles de F₆, étaient :

	Limbe	Gaine ouverte	Gaine fermée
F ₇	13 m/m	21 m/m	8 m/m
F ₆	32 —	15 —	14 —

Dans les feuilles de l'*Avena sativa* L., espèce qui présente aussi des gaines mixtes, la partie ouverte prend rapidement la prédominance et les feuilles précédant l'inflorescence n'ont plus de gaine fermée visible qu'au niveau de la portion nodale basilaire. Les premières feuilles d'une jeune plante issue de germination ont, en général, une gaine fermée d'importance relative plus grande que les premières feuilles d'un bourgeon axillaire. La préfeuille d'un tel bourgeon montre souvent aussi une partie ouverte au sommet de la gaine qui la constitue (V et VI, fig. 9) ; cette partie ouverte marque une tendance

à prendre une importance relative d'autant plus grande que le bourgeon axillaire correspond à une feuille plus élevée sur la tige.

Les données suivantes permettront de se faire une idée de l'amplitude de ces variations.

1. — JEUNE PLANTE ISSUE DE GERMINATION ; F_1 EST ADULTE ; F_2 , VISIBLE, EST ENCORE EN VOIE DE DÉVELOPPEMENT

	Limbe	Gaine ouverte	Gaine fermée
F_1	55 $\frac{m}{m}$	5 $\frac{m}{m}$	35 $\frac{m}{m}$

2. — JEUNE PLANTE UN PEU PLUS AGÉE ; F_1 ET F_2 SONT ADULTES ; F_3 ET F_4 , VISIBLES, SONT ENCORE EN VOIE DE DÉVELOPPEMENT ; LE BOURGEON AXILLAIRE DE LA PILÉOLE EST ÉGALEMENT APPARENT

	Limbe	Gaine ouverte	Gaine fermée
F_2	105 $\frac{m}{m}$	8 $\frac{m}{m}$	42 $\frac{m}{m}$
Préfeuille	—	0 —	23 —

3. — BOURGEON AXILLAIRE D'UNE TIGE TERMINÉE PAR UNE INFLORESCENCE ;
4 FEUILLES SONT VISIBLES AU-DESSUS DE LA PRÉFEUILLE, MAIS ENCORE EN VOIE D'ALLONGEMENT

	Limbe	Gaine ouverte	Gaine fermée
F_4	33 $\frac{c}{m}$	22 $\frac{m}{m}$	0 $\frac{m}{m}$
F_3	28 —	35 —	3 —
F_2	16 —	44 —	26 —
F_1	10 —	25 —	38 —
Préfeuille de X_2	»	10 —	38 —

Les espèces suivantes, choisies parmi les plus répandues : *Bromus mollis* L., *Lolium perenne* L., *Hordeum distichum* L., *H. murinum* L., *Triticum sativum* Lam., *Agropyrum repens* P. B., etc., présentent des faits du même genre à des degrés divers, de telle sorte que l'on peut dire que tous les intermédiaires existent entre les espèces à gaines toutes complètement fermées, comme le *Melica altissima* L. par exemple, et les espèces à gaines toutes entièrement ouvertes comme le *Zea Mays* L. par exemple. Dans le *Psamma arenaria* Roem. et Sch., dans l'*Arundinaria japonica* Sieb. et Zucc. (*Bambusa Metake* Sieb. et hort.), on peut trouver une indication de l'existence d'une gaine fermée dans la préfeuille (VII, VIII et IX, fig. 9) ; celle-ci est close sur une partie de sa longueur.

c) *Rapports des gaines ouvertes et des gaines fermées*

La constatation de cet ensemble de faits me paraît présenter un intérêt de premier ordre, si l'on se propose de saisir les rapports que présentent entre elles les deux catégories de gaines, ouvertes et fermées. Cette question ne semble pas avoir beaucoup retenu l'attention jusqu'ici. Van Tieghem (1891) admettait que la gaine fermée résulte d'une concrescence des bords libres de la gaine ouverte, regardant ainsi cette dernière disposition comme la plus primitive. La concrescence supposée ne peut d'ailleurs être que congénitale, puisque l'ontogénie prouve que la gaine fermée naît fermée.

L'opinion de Van Tieghem semblerait confirmée par ce fait que les Bambusoïdées, Graminées habituellement considérées comme primitives pour leurs caractères floraux, ont des gaines ouvertes. Mais, on sait que les différents caractères des êtres vivants peuvent évoluer avec une indépendance relative ; tels caractères floraux des Bambusoïdées pourraient donc être restés plus archaïques que dans les autres représentants de la famille, alors que tels caractères de leur appareil végétatif auraient atteint un degré d'évolution plus avancé.

On s'accorde, d'autre part, à regarder, en général, comme des caractères ancestraux, ceux qui sont offerts par les feuilles primordiales et qui s'évanouissent ensuite plus ou moins rapidement dans les feuilles végétatives suivantes. Or, comme on l'a vu, dans les espèces à gaines mixtes, la gaine est souvent, en totalité ou en partie, fermée dans les feuilles primordiales, et la portion ouverte prend de plus en plus d'importance, à mesure qu'on s'éloigne de ces feuilles pour se rapprocher de l'inflorescence terminant la tige.

Je crois qu'il faut en conclure que c'est la gaine fermée qui est la disposition primitive.

Si, comme le veut Schuster (1910), la souche directe des Graminées doit être cherchée du côté des Joncées, rien ne s'oppose à l'admission de la conclusion précédente, puisque la gaine joncéenne peut être entièrement close, comme dans le genre *Luzula* par exemple, dont les feuilles se rapprochent le plus du type graminéen.

Au point de vue de leur rôle biologique, les gaines ouvertes paraissent être des organes plus parfaits que les gaines fermées ; la protection qu'elles assurent aux organes qu'elles recouvrent semble, en effet, aussi efficace et, quand ces organes s'accroissent et quittent finalement leur abri, elles n'ont pas à subir, grâce à leur élasticité, les lésions de déchirure dont souffrent les gaines fermées.

d) *Gainés ouvertes*

Les gaines entièrement ouvertes (*Zea Mays* L., *Oryza sativa* L., etc.), ont les caractères de la portion ouverte des gaines mixtes. En particulier, l'un de leurs bords libres recouvre l'autre, même à la base, ce qui implique que les

deux lèvres du bourrelet constituant l'ébauche foliaire initiale, au lieu d'être venues s'affronter à l'opposé de la pointe médiane de l'ébauche pour fermer l'anneau commencé, se sont développées l'une au-dessus de l'autre et ont pu dépasser ainsi chacune la valeur d'une demi-circonférence. La feuille finit donc par s'insérer, dans ce cas, non plus sur une circonférence, mais sur une spirale.

Cette insertion en spirale devient manifeste quand commence l'édification de la gaine ; les bords libres de la base du limbe restent toujours en retrait par rapport à ceux de la gaine ouverte ; ces derniers, quoique demeurant souvent membraneux et minces, comme chez le *Dactylis glomerata*, peuvent aussi, comme chez le *Psamma arenaria*, chez l'*Oryza sativa*, prendre plus d'importance et renfermer des nervures propres, indépendantes de celles du limbe. Tout se passe comme si l'extension latérale des bords de l'ébauche foliaire primitive, autour de la tige, recevait une impulsion nouvelle au moment du soulèvement de la gaine.

e) Ligule

La portion de la ligule qui se formera dans le prolongement des bords libres de la gaine sera donc sans rapport direct avec le limbe et pourra contenir le prolongement des nervures marginales extrêmes propres à la gaine. C'est le cas chez les deux dernières espèces citées.

La portion moyenne de la ligule peut aussi, comme chez l'*Oryza sativa*, par exemple, prendre elle-même plus de consistance et posséder des nervures propres qui se mettent en relation, par leur base, avec les nervures préexistantes de la base du limbe.

Enfin, dans certaines espèces à gaines fermées, comme le *Melica altissima* par exemple, c'est exactement à l'opposé de la nervure médiane du limbe que l'on voit apparaître, dans la ligule, une nervure, prolongement d'une nervure propre de la gaine, développée au point où se sont affrontées les deux lèvres du bourrelet constituant l'ébauche foliaire initiale.

f) Ligule dorsale

Chez l'*Arundinaria japonica* — et d'autres Bambusoïdées sont dans le même cas — où la ligule est solide et nerviée à l'état adulte, le sommet de la gaine, sur la face dorsale de la feuille, est pourvu d'une courte collerette qui paraît continuer la ligule autour de la base du limbe et qui a été nommée ligule dorsale par certains auteurs.

Domin (1911), après Velenovsky, ne veut voir en elle qu'une simple émergence, et lui refuse le nom de ligule. L'étude anatomique nous donnera des raisons de conclure, au contraire, qu'il s'agit bien là d'une formation analogue à la ligule proprement dite.

b) Organisation libéroligneuse foliaire considérée dans ses traits essentiels

1. — DANS LE LIMBE

a) Type *Dactylis*

J'ai retrouvé le type d'organisation libéroligneuse foliaire présenté par le *Dactylis glomerata* chez les espèces suivantes : *Poa annua* L. (Festucées), *Melica altissima* L. (Festucées), *Avena sativa* L. (Avenées), *Agropyrum repens* P. B. (Hordéées), *Psamma arenaria* Roem. et Sch. (Agrostidées) ; il est d'autant mieux marqué, dans cette dernière espèce, que les crêtes longitudinales de la surface ventrale du limbe correspondent aux faisceaux et qu'elles sont d'autant plus faibles que les faisceaux correspondants sont d'apparition plus tardive (fig. 10, 187 à 239).

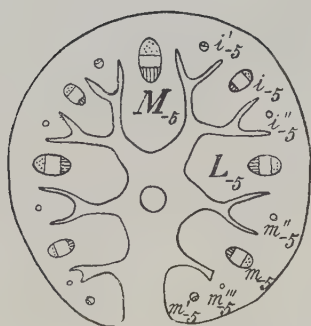
b) Type *Oryza*

Le type d'organisation précédent est donc assez répandu ; mais il n'est pas le seul, et le riz (*Oryza sativa* L.), par exemple, peut servir à définir un deuxième type, d'importance peut-être égale dans la famille. Je l'ai retrouvé chez les espèces suivantes : *Gyncrium argenteum* Nees (Festucées), *Zea Mays* L. (Maydées), *Arundinaria japonica* Sieb. et Zucc. (Bambusées).

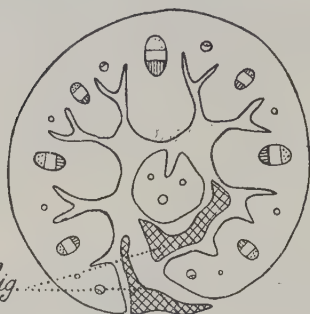
Il se distingue essentiellement du premier par ce fait que, après la formation du faisceau médian et des deux faisceaux latéraux, il se produit successivement, sur l'arc foliaire, un certain nombre de faisceaux marginaux de plus en plus éloignés du médian avant que le premier intermédiaire apparaisse. La formation de celui-ci est le point de départ d'une nouvelle production de marginaux à partir des latéraux et à mi-distance entre les marginaux les premiers formés (311, fig. 10). Autrement dit, les faisceaux se forment progressivement à partir du médian, mais en séries successives, ceux de la deuxième série venant se placer au milieu des intervalles ménagés entre ceux de la première série. Autrement dit encore, l'accroissement en largeur de la base foliaire ne se fait plus ici symétriquement par rapport aux deux faisceaux latéraux, dont le rôle est très diminué sur la disposition d'ensemble de l'arc foliaire, tandis que le rôle du faisceau médian est considérablement augmenté ; ce faisceau est ici l'élément vraiment dominant dans la symétrie de l'arc.

Il est intéressant de noter une conséquence de la situation particulière des faisceaux latéraux dans ce type d'arc foliaire : si l'on traçait les triangles MLL de deux feuilles successives, comme on l'a fait pour le *Dactylis glomerata*, (102, fig. 3) ces deux triangles ne s'entrecroiseraient plus.

Le type *Oryza* est beaucoup plus rapproché, par conséquent, de celui des Dicotylédones, schématisé par Lignier. Le médian, les latéraux et la première



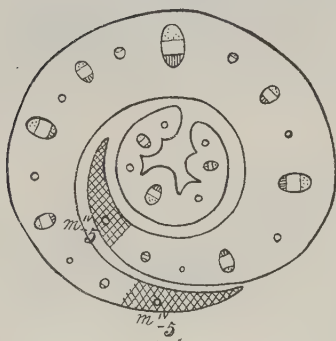
239



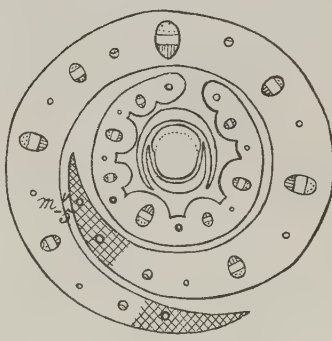
228



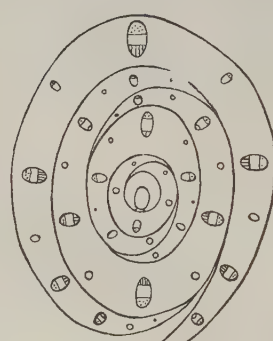
225



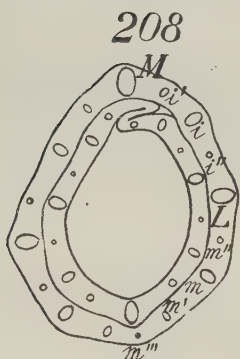
208



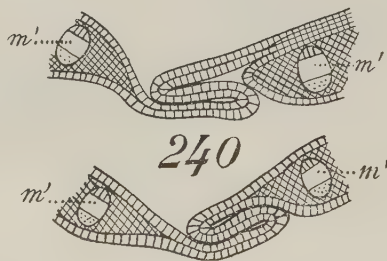
187



311

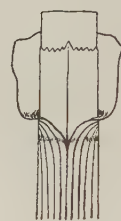


207

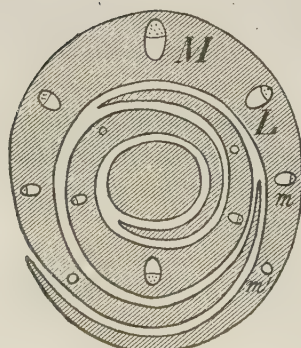


240

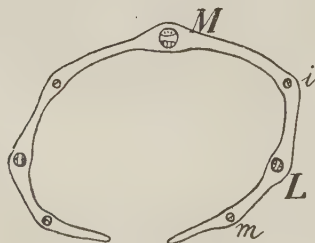
239



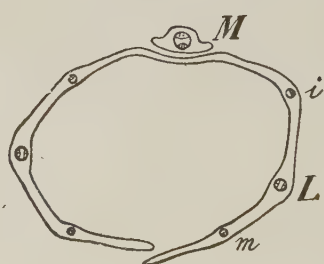
A



387



B



C

FIGURE 10. — Anatomie foliaire comparée

- 187 à 239 : Sections transversales appartenant à une série de 260 coupes de $10\ \mu$ d'épaisseur, pratiquées dans un bourgeon terminal de *Psamma arenaria* Rœm. et Sch. Le numéro d'ordre des feuilles n'étant pas connu à partir de la base de la tige, elles sont numérotées à partir de son point végétatif terminal. La coupe 187 passe au niveau du nœud de F-1, dernière feuille nettement individualisée. Les ébauches de F-2 et de F-3 ont leur contour seul indiqué ; F-4 est sectionnée dans son limbe, F-5, dans sa gaine. La coupe 239 passe au niveau du sommet de F-4 ; les coupes intermédiaires indiquent la complication croissante du système nervuraire dans le limbe de F-4 à mesure qu'on se rapproche de sa base ; à cet égard, le limbe tout entier a passé au cours de son développement par des états analogues à ceux qui persistent aux divers niveaux représentés par les coupes 223, 208 et 187. F-5 est sectionnée à la base de son limbe (coupes 239 et 228), au sommet de sa gaine (208 et 187), et dans la région d'insertion ligulaire (228). Les parties marginales de la ligule sont déjà assez fortement développées, mais ne montrent pas encore de cordon procambial au-dessus de la gaine. Celle-ci, dans les marges correspondantes, se montre pourvue d'un cordon procambial (m^{IV}) (coupe 208), ou même de deux cordons (m^{IV} et m^V) (bord recouvert, coupe 187), qui se seraient continués ultérieurement dans la ligule. Gr. : 50.
- 311 : Section transversale appartenant à une série de 360 coupes de $15\ \mu$ d'épaisseur, pratiquées dans le bourgeon terminal d'une germination de riz (*Oryza sativa* L.) ayant cinq feuilles différenciées au-dessus de la piléole. Cette section passe un peu au-dessus du nœud de F-5. Dans F-4, le faisceau médian (M_4), les deux latéraux (L_4) et les deux premiers marginaux (m_4) sont différenciés. Dans F-3, deux nouveaux marginaux (m^{I_3}) ont apparu en dehors des premiers, et ensuite deux intermédiaires (i_3), puis deux marginaux (m^{II_3}) entre les latéraux et les premiers marginaux. Dans F-2, de nouveaux marginaux (m^{III_2} et m^{IV_2}) se sont successivement différenciés. Gr. : 50.
- 207 : Section transversale appartenant à une série de 450 coupes de $15\ \mu$ d'épaisseur, pratiquées dans une très jeune inflorescence de *Melica altissima* L. ; les deux feuilles représentées sont les deux dernières feuilles végétatives avant l'inflorescence. La section intéresse leur gaine : la région antérieure de celle-ci (opposée à la nervure médiane) est encore membraneuse, dépourvue de nervure et formée seulement de deux épidermes accolés dans la feuille intérieure ; la même région est au contraire plus épaissie et nerviée (faisceau marginal m^{III}) dans la feuille extérieure. Gr. : 50.
- 239 : Région antérieure de la gaine de cette dernière feuille immédiatement au-dessous de l'insertion ligulaire : la gaine a, ici, les mêmes caractères que dans l'autre feuille, coupe 207. Gr. : 150.
- 240 : Même région, mais au niveau de l'insertion marginale de la ligule : celle-ci n'a pas encore la nervure médiane antérieure qu'elle présentera plus tard. Gr. : 150.
- A : Ligule adulte vue par sa face antérieure nerviée chez le *Melica altissima* L. Gr. : 2.
- 387 : Section transversale (coupe 387 de la série précédente) d'un jeune épillet de *Melica altissima* L., au-dessous de la fleur inférieure. L'arc foliaire des deux glumes se constitue suivant le type *Oryza*. Gr. : 150.
- B et C : Sections transversales dans une glumelle inférieure aristée d'*Avena sativa* L. ; en B, un peu au-dessous de l'insertion de l'arête ; en C, un peu au-dessus. L'arc foliaire y est constitué suivant le type *Dactylis*, comme dans les feuilles végétatives. Gr. : 50.

série de marginaux peuvent être regardés comme équivalents aux faisceaux principaux de Lignier ; mais les faisceaux des séries suivantes diffèrent des surnuméraires de Lignier en ce qu'ils paraissent aussi indépendants des faisceaux principaux que ceux-ci le sont entre eux. Le schéma IV de la figure 5 traduit cette disposition.

Nous aurons, dans la suite, à discuter les rapports de ces deux types d'organisation.

2. — DANS LA GAÎNE ET LA LIGULE

Les relations ontogéniques et anatomiques de la gaine et de la ligule avec le limbe se présentent avec les mêmes caractères généraux dans l'ensemble de la famille. En particulier, la ligule débute, dans tous les cas observés, par

une prolifération exclusivement épidermique, comme chez le *Dactylis glomerata* ; comme chez cette espèce également, en même temps que se forme la ligule, le tissu sous-épidermique de la base du limbe et du sommet de la gaine est le siège, sur les deux faces de la feuille, d'un recloisonnement tangentiel plus ou moins actif.

Chez l'*Oryza sativa*, certains éléments cellulaires du tissu ligulaire épaissi se différencient par la suite en éléments conducteurs libéroligneux. Chez le *Psamma arenaria*, c'est seulement dans les portions marginales de la ligule, où celle-ci est indépendante du limbe et apparaît comme le prolongement direct de la gaine, que se développent des faisceaux libéroligneux, différenciés d'ailleurs dans le prolongement des faisceaux marginaux propres à la gaine. Les coupes 228, 223, 208 de la figure 10 correspondent à un stade du développement de la ligule où les faisceaux marginaux propres de la gaine n'ont pas encore prolongé leur parcours aux dépens du tissu ligulaire. Chez le *Melica altissima*, où la ligule est fermée comme la gaine et où elle présente, à l'état adulte, un faisceau libéroligneux dans sa partie antérieure, à l'opposé de la nervure médiane du limbe, cette ligule débute, là comme dans ses autres parties, par un tissu exclusivement épidermique, ne comprenant à l'origine que deux assises cellulaires appliquées l'une contre l'autre (fig. 10, 207, 239, 240). Ici encore, le faisceau libéroligneux ligulaire n'est que le résultat du prolongement tardif, aux dépens du tissu de la ligule, d'un faisceau propre de la gaine ; rien ne permet de voir dans cette portion de la ligule, nerviée à l'état adulte, un appendice différent du reste de la ligule, ainsi que Celakovsky l'a prétendu. Chez l'*Arundinaria japonica*, la prolifération épidermique s'étend, avec les mêmes caractères, sur tout le pourtour de la base du limbe, donnant ainsi naissance à une courte ligule dorsale, de même origine que l'autre. Le tissu foliaire sous-épidermique de la région ligulaire manifeste un pouvoir de recloisonnement tangentiel extrêmement accentué, qui provoque un épaississement notable de la base du limbe : les caractères pétiolaires que prend finalement cette base trouvent là leur origine. Dans le tissu abondant ainsi produit, de petits faisceaux libéroligneux ne tardent pas à se différencier, de même que dans le tissu ligulaire ventral très épaissi.

Mais, dans tous les cas : 1° le développement de la nervation ligulaire reste un phénomène tardif au cours du développement de la feuille, sans retentissement appréciable sur l'ensemble de l'organisation libéroligneuse foliaire, déjà établie dans ses grands traits ; 2° quand le limbe est atrophié, comme dans certaines feuilles spécialisées souvent présentes à la base des rameaux, la ligule est elle-même plus ou moins complètement avortée et jamais ses nervures ne correspondent à des faisceaux libéroligneux principaux de l'arc foliaire.

Dans tous les cas observés également, la préfeuille n'est que celle de ces feuilles de la base des rameaux où l'atrophie du limbe est poussée le plus loin et qui est essentiellement constituée par une gaine fermée, ouverte ou mixte.

c) *Conclusions du Chapitre V*

L'étude comparée de la feuille dans l'appareil végétatif des diverses Graminées examinées conduit donc à compléter et à modifier comme suit les conclusions déduites de l'étude précédente sur la feuille dans l'appareil végétatif du *Dactylis glomerata*.

Deux parties essentielles entrent toujours dans la constitution d'une feuille végétative de Graminée : le limbe et la gaine. Le limbe, qu'il soit bien développé ou plus ou moins atrophié à l'état adulte, est toujours la partie de la feuille qui apparaît d'abord sur les flancs du cône terminal de la tige. Le point le premier formé et le plus proéminent de l'ébauche primitive correspond à la pointe et à la nervure médiane du limbe adulte. Le jeune limbe étend très rapidement sa base d'insertion autour de la tige, mais sans jamais fermer complètement l'anneau commencé ; sa croissance terminale s'arrête de très bonne heure et, s'il est doué d'une croissance ultérieure, elle s'opère suivant le mode intercalaire, par le fonctionnement d'une zone méristématique située à sa base.

L'appareil conducteur libéroligneux du limbe commence à s'organiser avant l'apparition des autres parties de la feuille. Ses faisceaux constitutifs naissent indépendants de tout l'appareil conducteur préexistant dans la tige et indépendants entre eux. Le premier qui s'établit occupera la nervure médiane (faisceau médian) ; deux autres apparaissent ensuite de part et d'autre du premier (f. latéraux). La formation des faisceaux suivants est en relation étroite avec l'accroissement en largeur du limbe ; quand l'intervalle entre deux faisceaux a pris une largeur déterminée, un faisceau nouveau se différencie en son milieu ; elle s'effectue suivant deux modes, comme cet accroissement lui-même.

Dans l'un de ces modes (*Dactylis*, etc.), les deux moitiés du limbe s'accroissent en largeur symétriquement par rapport aux deux faisceaux latéraux : les faisceaux qui apparaîtront entre chaque faisceau latéral et le faisceau médian (f. intermédiaires) et ceux qui apparaîtront sur les marges du limbe, au-delà des latéraux (f. marginaux), seront donc disposés symétriquement par rapport aux latéraux.

Dans l'autre mode (*Oryza*, etc.), l'accroissement en largeur des deux moitiés du limbe se fait symétriquement par rapport au faisceau médian seulement : les marges prennent d'abord une certaine importance et un plus ou moins grand nombre de faisceaux marginaux s'établissent, d'autant plus jeunes qu'ils sont plus éloignés du médian, avant l'apparition du premier faisceau intermédiaire. La formation de celui-ci marque le début d'une deuxième série de faisceaux marginaux, qui se constitueront progressivement à partir du médian, dans les intervalles laissés par ceux de la première série, et ainsi de suite.

La gaine, bien représentée dans tous les cas, s'édifie sans apporter de changements importants dans la symétrie de la structure foliaire. Elle résulte

du fonctionnement d'une zone méristématique basale propre, qui prend naissance dans l'anneau caulinaire servant de soubassement au limbe ; cette zone peut être en anneau fermé, ou en anneau ouvert plus long qu'une circonférence, à bords extrêmes se recouvrant par conséquent ; la gaine qui en résulte est : soit fermée sur toute sa longueur, soit ouverte sur toute sa longueur, soit enfin ouverte dans sa partie supérieure et fermée dans sa partie inférieure.

A son sommet, dès le début de sa formation, quand le limbe est lui-même bien représenté, la gaine est prolongée plus ou moins par une prolifération de l'épiderme, en général de l'épiderme interne seulement, quelquefois (*Arundinaria*, etc.) de l'épiderme externe également ; l'organe accessoire ainsi constitué est la ligule. Quand la ligule acquiert assez d'importance pour être plus qu'une simple lame membraneuse et pour posséder des faisceaux libéro-ligneux, ceux-ci sont toujours développés tardivement et leur présence ne modifie pas l'organisation générale de l'appareil conducteur foliaire. Jamais, en particulier, elle n'est parcourue par des faisceaux principaux quand le limbe est atrophié, car, alors, elle est elle-même plus ou moins complètement avortée.

Au niveau de la ligule, le tissu sous-épidermique de la base du limbe épaissit cette base par un recloisonnement tangentiel plus ou moins important ; si, en outre, l'accroissement en largeur du reste du limbe a été beaucoup plus important et si la base est, tardivement, le siège d'un accroissement intercalaire longitudinal, il en résultera une sorte de pétiole (*Arundinaria*, etc.). Si, au contraire, cette base éprouve un accroissement intercalaire en largeur tardif, elle sera munie d'appendices latéraux (*Hordeum*, etc.) et le limbe aura une forme d'ensemble hastée.

Ligule, pétiole, appendices latéraux se présentent comme des complications plus ou moins tardives, apparaissant dans des feuilles hautement différenciées, et, vraisemblablement, comme des organes de peu d'importance phylogénique.

Quand le limbe ne se développe que par croissance terminale, il demeure extrêmement réduit ; sa base ne présente aucune des particularités ci-dessus décrites ; la ligule elle-même avorte plus ou moins, comme on l'a vu ; la gaine seule prend un développement de quelque importance : c'est le cas pour la première feuille d'un rameau, sa préfeuille, qui est, en outre, rendue profondément dissymétrique par le fait de sa position et de la compression dont elle est l'objet entre l'axe-support et la feuille axillante.

CHAPITRE VI. — CONCLUSIONS DE LA PREMIÈRE PARTIE

Malgré les faits nouveaux révélés par mes observations sur la feuille végétative des Graminées, l'ensemble des données acquises me paraît insuffisant pour pouvoir prendre parti, dès maintenant, entre les nombreuses interprétations proposées pour ses différentes parties, sauf cependant en ce qui concerne la préfeuille. Par des considérations morphologiques, ontogéniques et anatomiques, j'ai été amené à écarter les deux hypothèses explicatives antérieures et à regarder la préfeuille comme une feuille unique, à nervure médiane opposée à celle de la feuille qui la suit immédiatement sur le rameau. Mon opinion s'accorde d'ailleurs en cela avec celle qui a été exprimée par Gravis (1898) dans un cas analogue (*Tradescantia*), pour une autre famille de Monocotylédones.

Les résultats fournis par l'étude de la feuille dans l'inflorescence des Graminées, résultats à l'exposition desquels je vais maintenant procéder, seront de nature à faciliter l'interprétation de la feuille graminéenne dans son ensemble et par rapport à celle des Dicotylédones.

DEUXIÈME PARTIE

La Feuille dans l'inflorescence des Graminées

CHAPITRE I^{er}. — DONNÉES CLASSIQUES ACTUELLES

On sait :

Que le ramuscule portant la fleur chez les Graminées, qu'on le considère comme l'axe floral ou comme un axe d'inflorescence à une seule fleur, est situé à l'aisselle d'une bractée qu'on nomme **glumelle inférieure** (*palea inferior*, Deckspelze);

Que la première pièce portée par ce ramuscule, placée comme la préfeuille d'un rameau végétatif, est désignée sous le nom de **glumelle supérieure** (*palea superior*, Vorspelze);

Que les pièces suivantes, comprenant le plus souvent deux petites écailles ou glumellules (lodicules), trois étamines et le pistil, sont abritées entre les deux glumelles;

Que plusieurs glumelles inférieures sont habituellement réunies, en disposition alterne-distique comme les feuilles végétatives; sur un axe court, le tout constituant un **épillet**;

Que les bractées de la base de l'épillet (le plus souvent les deux inférieures) sont généralement dépourvues de ramuscule axillaire et qu'on les distingue des autres glumelles inférieures en les désignant sous le nom de **glumes** (*Hüllspelze*);

Qu'enfin, les épillets sont groupés de manières diverses pour former l'inflorescence totale, et que les bractées axillantes des différents rameaux d'inflorescence sont, la plupart du temps, avortées.

Dans ce qui suit, je me limiterai à l'examen des glumelles, des glumes et des bractées axillantes des épillets ou des groupes d'épillets.

C'est la comparaison de la glumelle inférieure avec la feuille végétative qui a servi de base à l'interprétation des diverses bractées, interprétation qui paraît universellement admise à l'heure actuelle.

Une glumelle inférieure, comme celle de l'*Avena sativa*, est prise comme type moyen ; son arête dorsale est regardée comme équivalente au limbe de la feuille végétative ; la partie située au-dessous de l'insertion de l'arête est considérée comme la gaine et la partie située au-dessus, comme la ligule.

On décrit, d'autre part, un balancement organique entre le développement pris par la ligule et celui qui est pris par la gaine dans la glumelle inférieure : quand l'arête s'insère presque au bas de la glumelle (*Aira*, etc.), la gaine est très peu développée tandis que la ligule constitue à elle seule presque toute la glumelle ; au contraire, quand l'arête est presque ou tout à fait terminale (*Bromus*, *Triticum*, etc.), la ligule se réduit à deux petites dents latérales ou même s'atrophie complètement, tandis que la gaine prend la prédominance.

Ces homologues, soutenues en dernier lieu notamment par Van Tieghem (1872), par Celakovsky (1897), etc., ont servi à ces auteurs dans leurs tentatives d'interprétation du cotylédon des Graminées.

Il est donc de première importance d'en vérifier la valeur.

CHAPITRE II. — DISCUSSION GÉNÉRALE DES HOMOLOGIES ADMISES

POUR LES BRACTÉES DES GRAMINÉES

a) Importance comparée de la ligule dans les feuilles de l'appareil végétatif et de la partie considérée comme ligule dans les bractées de la même espèce

Si l'on constatait, dans tous les cas, une certaine correspondance entre le développement pris par la ligule dans les feuilles végétatives d'une espèce donnée et celui que montre la partie considérée comme ligule dans les bractées de la même espèce, la réalité des homologues admises pour ces bractées en paraîtrait plus assurée.

Or, une telle correspondance n'existe pas. Il suffit de citer à cet égard les genres *Avena*, *Psamma* et *Oryza* par exemple. Dans les *Avena*, la ligule des feuilles végétatives n'est jamais nerviée ; par contre, la partie de la glumelle inférieure qui se trouve au-dessus de l'insertion de l'arête est fortement

nervée. Au contraire, dans les *Psamma*, dans les *Oryza*, la ligule des feuilles végétatives est puissamment développée et pourvue de nervures, tandis que la partie de la glumelle inférieure assimilée à la ligule est très réduite ou nulle.

Nous verrons, d'autre part, que de nombreux auteurs ont cru retrouver dans le cotylédon des Graminées une organisation comparable à celle de la glumelle inférieure des *Avena*, en ce qui concerne le développement pris par la ligule ; s'ils avaient observé une ligule importante et nervée dans les feuilles primordiales d'espèces dont les feuilles végétatives les plus différenciées possèdent une ligule médiocre et simplement membraneuse, ils n'auraient pas manqué de représenter comme primitif ce caractère de ligule importante et nervée ; en tant que caractère primitif, celui-ci aurait pu se maintenir, selon la règle, dans les premières feuilles de l'appareil végétatif et dans les feuilles de l'appareil reproducteur. L'argument aurait été en effet d'une grande force.

Mais, aucun cas de ce genre n'a été décrit, à ma connaissance. Il résulte même, au contraire, de mes observations, d'ailleurs limitées, que la ligule des feuilles primordiales est toujours relativement moins bien développée que dans les feuilles suivantes. Chez l'*Oryza sativa*, par exemple, où le limbe de la première feuille d'une jeune plante issue de germination est, par exception, très réduit, la ligule est elle-même avortée.

Il est bon de remarquer, toutefois, que cette constatation n'infirme pas l'analogie soutenue entre le cotylédon et la glumelle inférieure ; mais, comme la précédente, elle n'est pas en faveur de l'homologie de la ligule avec la partie d'une glumelle inférieure aristée située au-dessus de l'insertion de l'arête.

b) *Caractères comparés de la gaine dans les feuilles de l'appareil végétatif et de la partie considérée comme gaine dans les bractées de la même espèce*

Dans des espèces comme celles du genre *Melica*, par exemple, où la gaine de toutes les feuilles végétatives est fermée sur toute sa longueur, où glumes et glumelles ne sont pas munies d'une arête insérée au-dessous du sommet et où elles doivent correspondre essentiellement à des gaines d'après les homologues classiques, on pourrait s'attendre à voir ces bractées fermées comme les gaines auxquelles elles sont assimilées et comme le sont d'ailleurs les feuilles spécialisées de la base des rameaux.

Or, elles sont toujours ouvertes. Si elles représentent des gaines, elles ne peuvent donc être homologuées qu'à des gaines ouvertes, comme dans le cas général.

Un caractère des gaines ouvertes, qui présente une certaine importance pour leur comparaison avec les bractées, a été décrit antérieurement : leurs bords libres membraneux sont pourvus d'une limite épidermique régulière non dentée. Ce caractère a été indiqué, d'autre part, comme distinctif des gaines ouvertes par rapport aux limbes, dont les bords libres sont souvent denticulés ou ciliés.

Or, dans les genres *Dactylis*, *Bromus*, etc., les glumes et glumelles ont leurs bords libres denticulés ou ciliés ; ces bractées se rapprochent donc par là des limbes et s'opposent aux gaines ouvertes.

c) *Caractères des feuilles intermédiaires entre les feuilles de l'appareil végétatif et les glumes et glumelles*

Pour l'interprétation des feuilles inférieures d'un rameau végétatif, feuilles particulièrement spécialisées et nombreuses dans les espèces vivaces, tous les intermédiaires se présentent entre elles et les feuilles assimilatrices, de telle façon qu'on pouvait affirmer leur nature de gaines fermées, ouvertes ou mixtes, surmontées d'un limbe réduit.

Au contraire, ces intermédiaires manquent en général entre les feuilles végétatives supérieures et les glumes et glumelles. Nous avons fait remarquer, toutefois, qu'en s'approchant de l'inflorescence, chez le *Dactylis glomerata*, les feuilles assimilatrices, à limbe plus développé que la gaine dans les feuilles moyennes, tendaient à être pourvues d'un limbe d'importance plus faible par rapport à la gaine ; et c'est un fait général. Les glumes et glumelles seraient-elles donc comparables aux feuilles de base des rameaux ?

Cependant, Duval-Jouve (1872) a cité plusieurs genres (*Phleum*, *Phalaris*, *Panicum*, *Agrostis*, *Agropyrum*, etc.), chez lesquels « il n'est pas rare de trouver sous la panicule un développement anormal de feuilles bractéales » ; Duval-Jouve fait ressortir, en outre, l'analogie de ces bractées d'inflorescence avec celles des *Carex* et les assimile essentiellement à des limbes, avec gaines faiblement développées ou nulles. J'ai moi-même observé de nombreux faits du même genre, surtout chez le *Dactylis glomerata*, le *Brachypodium pinnatum*, le *Bromus erectus*, etc. ; quand ces bractées ne sont pas des feuilles avec limbe, gaine et ligule, ce sont des feuilles comprenant uniquement un limbe ; ce ne sont jamais des feuilles à limbe atrophié surmontant une gaine, comme celles de la base des rameaux.

Cette constatation, de première importance pour interpréter les glumes et glumelles, permet également une remarque essentielle du point de vue ontogénique : chez le *Dactylis glomerata*, par exemple, un limbe peut acquérir une longueur de 10 centimètres et plus sans qu'on puisse percevoir le moindre développement de la gaine.

d) *Caractères de la nervation des bractées qui sont aristées en-dessous du sommet*

J'ai insisté antérieurement sur ce fait que les faisceaux libéroligneux que peut posséder la ligule de la feuille végétative sont toujours des faisceaux accessoires et d'apparition tardive ; même quand le limbe se développe très peu, c'est toujours à lui que correspondent les faisceaux principaux de l'appa-

reil conducteur foliaire (médian et latéraux au moins), la ligule se réduisant d'ailleurs toujours en corrélation avec le limbe.

Or, bien que l'organisation d'ensemble de l'appareil conducteur des bractées soit la même que celle des feuilles végétatives, au degré de complexité près, la partie considérée comme ligule dans la glumelle inférieure de l'*Avena sativa* et des types comparables contient l'extrémité des faisceaux principaux, à l'exclusion du médian seulement.

CHAPITRE III. — CONCLUSIONS DE LA DISCUSSION PRÉCÉDENTE

a) *Conclusions s'appliquant à toutes les bractées des Graminées*

Il résulte, en définitive, de toute l'argumentation précédente, que les homologies admises pour les bractées des Graminées, sur le seul fait d'une certaine ressemblance morphologique externe entre une glumelle inférieure, comme celle de l'*Avena sativa*, et une feuille végétative pourvue de limbe, gaine et ligule, ne trouvent aucun appui dans l'étude approfondie de leur morphologie et de leur anatomie comparées.

La conclusion qui paraît devoir être entraînée par les résultats de cette étude est que, chez les Graminées, les bractées tout entières, qu'elles soient ou non pourvues d'une arête dorsale, correspondent seulement au limbe de la feuille végétative.

Puisque, dans la feuille des Graminées, le limbe naît le premier ; puisque, quand il se développe par la suite, il se développe le premier ; puisqu'enfin il peut se développer seul (bractées) : 1° le limbe doit être regardé comme l'organe foliaire phylogéniquement le plus ancien, la gaine étant au contraire d'acquisition plus récente ; 2° les bractées doivent être regardées comme des feuilles restées plus près de l'état ancestral que les feuilles végétatives.

Que représente alors la division possible du sommet du limbe dans les bractées, division qui semble pouvoir se ramener dans tous les cas à la constitution d'un lobe médian et de deux lobes latéraux principaux ?

Comme ces trois lobes terminaux correspondent aux trois faisceaux principaux de l'appareil conducteur, le plus naturel me paraît être de considérer les lobes latéraux comme dérivant de deux points végétatifs secondaires,

nés sur les flancs du point végétatif primaire médian. La durée de l'accroissement apical des points végétatifs secondaires serait suffisante ici pour qu'ils s'isolent comme des lobes latéraux par rapport à un lobe médian issu du point végétatif primaire, tandis que, dans la feuille végétative, leur accroissement apical propre resterait insensible et qu'ils demeureraient en conséquence indistincts à leur sommet.

Quand l'arête, ou lobe médian du limbe, paraît s'insérer sur le dos de la bractée, comme dans les genres *Avena*, *Aira*, etc., cela tient à ce que les points végétatifs secondaires latéraux, après avoir joui d'un accroissement apical suffisant pour s'isoler du médian, sont soulevés ensemble par accroissement intercalaire : les zones méristématiques basales qui produisent cet accroissement s'étendent tangentiellement de façon à se raccorder en avant de la base du lobe médian.

b) Conclusions particulières aux glumes et à la glumelle supérieure

1. — GLUMES

Chez le *Dactylis glomerata*, par exemple, les deux glumes présentent les mêmes caractères d'ensemble que les glumelles inférieures. Toutefois, leur sommet est rarement tricuspidé comme chez ces dernières ; leur nervation est moins complexe ; il arrive très souvent que la glume inférieure n'offre que la nervure médiane et un sommet à une seule pointe. Les deux glumes présentent, d'autre part, assez fréquemment une dissymétrie marquée ; une de leurs faces est plus développée, peut avoir une nervure (faisceau latéral) et, au sommet, une petite dent latérale correspondante plus ou moins accentuée ; l'autre face, plus étroite, n'a habituellement ni nervure, ni dent apicale.

Par sa position à la base du rameau de l'épillet, par sa dissymétrie possible, la glume inférieure rappelle la préfeuille d'un rameau végétatif ; mais tandis que celle-ci est essentiellement formée d'une gaine close surmontée d'un limbe atrophié, la glume inférieure, comme les glumelles inférieures, est équivalente seulement à un limbe. Si la glume inférieure n'est pas fortement bicarénée comme la préfeuille, cela tient sans doute à l'absence habituelle d'une feuille axillante de l'épillet.

Au cours du développement de la glume inférieure, l'unique dent latérale du sommet, quand elle existe, apparaît de très bonne heure sur l'ébauche primordiale, comme d'ailleurs les deux dents latérales symétriques de la glumelle inférieure. Il est évident qu'on n'en doit pas conclure à la nature double de la glume inférieure, car alors on devrait conclure de même à la nature triple de la glumelle inférieure et, par conséquent, du limbe d'une feuille végétative quelconque.

Par suite de l'interprétation de la préfeuille comme une feuille double, les

auteurs, et Van Tieghem (1872) particulièrement, regardaient l'ensemble des deux glumes comme l'équivalent de la préfeuille. Cette assimilation ne peut plus être soutenue après la démonstration que j'ai donnée de la valeur de la préfeuille.

2. — GLUMELLE SUPÉRIEURE

C'est, comme on l'a vu, la première pièce foliaire du ramuscule floral et, sans doute en raison de l'existence d'une bractée axillante, qui est la glumelle inférieure, cette première pièce accuse une dissymétrie aussi accentuée que la préfeuille d'un rameau végétatif. Elle est nettement bicarénée ; elle n'a, en général, que deux nervures, une dans chaque carène. Elle est souvent bicuspidée et comme, depuis Payer (1870), les observations ontogéniques faites sur les glumelles supérieures des Graminées ont mis en évidence l'existence très précoce des deux pointements, on en a conclu à la valeur double de cette pièce, et on s'est même servi de ce fait comme argument pour affirmer la valeur double de la préfeuille, qu'on lui comparait. Le travail récent de Schuster (1910) contient encore la même affirmation, bien que la glumelle supérieure soit interprétée ici comme deux sépales concrescents d'un calice fondamentalement triphylle.

Les considérations présentées antérieurement sur la préfeuille, sur la glume inférieure et sur la glumelle inférieure, conduisent tout naturellement à assimiler la glumelle supérieure, comme la préfeuille et la glume inférieure, à une seule feuille. Ici toutefois, comme pour la glume, c'est le limbe de la feuille qui constitue à lui seul la bractée.

Les données ontogéniques, considérées seules, peuvent donc conduire à des interprétations que ne vérifient pas les observations de la morphologie et de l'anatomie comparées.

CHAPITRE IV. — CONSTITUTION DE L'ARC FOLIAIRE DES BRACTÉES.

CONCLUSIONS RELATIVES AU TYPE PRIMITIF D'ORGANISATION DE L'APPAREIL CONDUCTEUR FOLIAIRE

Les feuilles végétatives des Graminées offrent, comme on l'a vu, deux types d'organisation libéroligneuse (type *Dactylis* et type *Oryza*).

Chacun d'eux peut se rencontrer, à l'exclusion de l'autre, à la fois dans les feuilles végétatives et dans les bractées de la même espèce ; mais ils peuvent également coexister tous les deux dans une même espèce, l'un dans

les feuilles végétatives, l'autre dans les bractées (ex. : *Melica altissima*, fig. 10, 207 et 387). Or, dans ce cas, c'est le type *Oryza* que j'ai trouvé réalisé dans les bractées, et je n'ai pas observé l'inverse. Ce type d'organisation de l'appareil conducteur foliaire peut ainsi être regardé comme le plus primitif si les bractées représentent, comme les faits précédemment exposés conduisent à l'admettre, la feuille graminéenne la plus voisine de l'état ancestral. C'est d'ailleurs lui que possèdent les espèces considérées comme les plus primitives dans la famille par les caractères de leur appareil reproducteur, et, enfin, constatation intéressante au point de vue phylogénique, c'est ce type qui se rapproche le plus de celui des Dicotylédones, ainsi qu'on l'a fait remarquer antérieurement.

CHAPITRE V. — COMPARAISON DE LA FEUILLE GRAMINÉENNE AVEC CELLE DES DICOTYLÉDONES

Nous pouvons à présent entreprendre une comparaison générale entre la feuille des Graminées et celle des Dicotylédones et en tirer les conclusions d'ordre phylogénique qu'elle implique.

a) *Rapports entre l'organisation de l'appareil conducteur foliaire des Graminées et celle des écailles pérulaires et des bractées des Dicotylédones*

Alors que, chez les Graminées, l'organisation libéroligneuse foliaire conserve les mêmes caractères généraux dans les feuilles diversement spécialisées (feuilles assimilatrices, feuilles protectrices de la base] des rameaux, bractées), chez les Dicotylédones, au contraire, la nervation [des écailles pérulaires et des bractées diffère souvent beaucoup de celle des feuilles assimilatrices. Les traités d'organographie en citent des exemples typiques, et certains font ressortir l'analogie indéniable entre la nervation de ces écailles ou de ces bractées et celle des feuilles de Monocotylédones. Goebel (1901), entr'autres, s'exprime ainsi (p. 584) : « *Der Leitbündelverlauf bei dicotylen Hochblättern erinnert vielfach an den monokotylen Blätter* », en figurant, comme exemple démonstratif, les bractées de l'*Astrantia major*.

b) *Rapports entre le développement ontogénique des mêmes feuilles*

Cette similitude dans l'organisation d'ensemble de l'appareil conducteur est d'ailleurs en étroite relation avec le mode de développement ontogénique. Ce qui distingue, en effet, à cet égard, la feuille assimilatrice des écailles pérulaires et des bractées chez les Dicotylédones, c'est essentiellement la durée relative de l'accroissement apical et le mode ultérieur d'accroissement intercalaire.

Chez les Ombellifères, par exemple, Sonntag (1887) a montré que l'accroissement apical de la feuille végétative avait une durée comparativement très grande (la feuille d'*Archangelica officinalis* a déjà 15 millimètres de longueur quand sa croissance apicale prend fin), fait en relation avec le développement considérable du limbe et sa ramification complexe. Le limbe très réduit des écailles pérulaires ou des bractées, dans la même famille, traduit au contraire un accroissement apical éphémère.

Dans la feuille végétative, l'accroissement intercalaire se produit surtout à la base du limbe, mais au-dessus de la gaine, et l'organe appelé pétiole en dérive. Dans l'écaille pérulaire ou la bractée, l'accroissement intercalaire est reporté à un niveau plus inférieur, à la base de la gaine ; il a pour effet d'allonger celle-ci et marque une tendance nette à étendre tangentiellement autour de la tige la base d'insertion foliaire. Dans les plantes à feuilles opposées, comme le *Viburnum Opulus*, par exemple, où les feuilles végétatives sont libres l'une par rapport à l'autre à leur base, les bractées peuvent au contraire devenir connées et former un tube plus ou moins long autour de la tige, par suite de la position basilaire que prennent les zones d'accroissement intercalaire et de leur extension latérale.

c) *Conséquences du mode de développement sur la morphologie et l'anatomie des feuilles*

Ces différences dans le mode de développement des feuilles se traduisent directement par des conséquences d'ordre morphologique et d'ordre anatomique. Dans la feuille végétative à limbe et pétiole très développés par rapport à la gaine, celle-ci présente une portion médiane épaisse, parcourue par les faisceaux libéroligneux importants qui desservent le limbe ; les faisceaux libéroligneux qui peuvent se développer dans les parties latérales minces de la gaine restent ténus et se raccordent vite à ceux de la portion médiane.

Au contraire, dans l'écaille pérulaire ou la bractée, à limbe atrophié, la région médiane de la gaine n'est pas sensiblement plus épaisse que ses parties latérales, elles-mêmes plus étalées en général ; un seul faisceau libéroligneux peut correspondre au limbe, et les faisceaux des parties latérales de la gaine

lui sont sensiblement équivalents en puissance. Ils se sont d'ailleurs ébauchés presque aussitôt que lui et, comme l'accroissement intercalaire basal qui allongera la gaine entre en jeu de très bonne heure, tous ces faisceaux tendent à conserver leur puissance et leur position relatives : une nervation parallèle en dérive.

Or, ce sont précisément ces caractères du développement ontogénique et de la nervation offerts par les écailles pérulaires et les bractées de beaucoup de Dicotylédones qui sont réalisés, comme on l'a vu, dans toutes les feuilles des Graminées, ainsi d'ailleurs que dans les feuilles de la plupart des Monocotylédones. Ce sont là les caractères fondamentaux de l'organisation foliaire et si l'on veut, par conséquent, établir un parallèle entre les feuilles des Graminées et celles des Dicotylédones, ce n'est pas la feuille végétative de ces dernières qui doit servir de terme de comparaison, mais les écailles pérulaires ou les bractées, à limbe atrophié et à nervation parallèle.

Si l'on se souvient, d'autre part, que, parmi les feuilles diversement spécialisées des Graminées, nous avons été amenés à regarder les bractées comme le type primitif de la feuille graminéenne, il devient alors éminemment suggestif de comparer des bractées, telles que la glumelle inférieure aristée de l'*Avena sativa* avec des écailles pérulaires ou des bractées à sommet divisé, telles qu'en présentent fréquemment les Dicotylédones.

d) Homologies des diverses parties de la feuille des Graminées

Quand, dans une écaille pérulaire ou une bractée de Dicotylédone, le sommet est divisé, le lobe médian représente soit la partie médiane du limbe atrophié, soit ce limbe tout entier ; les lobes latéraux, souvent réduits à deux, figurent alors soit les parties latérales du limbe atrophié, soit, plus souvent, des stipules ou des oreillettes de la gaine.

Dans la glumelle inférieure d'*Avena*, l'arête dorsale représente semblablement, soit en totalité, soit en partie, un limbe atrophié de Dicotylédone ; la portion située au-dessous de l'insertion de l'arête représente une gaine de Dicotylédone et, enfin, la partie située au-dessus de l'insertion de l'arête est comparable soit à des lobes latéraux d'un limbe atrophié, soit à une paire de stipules ou d'oreillettes de la gaine.

Le limbe de la feuille végétative graminéenne serait, d'après cela, homologue d'une feuille complète de Dicotylédone, mais feuille formée essentiellement d'une gaine, au sommet de laquelle aucune division ne parviendrait plus à se produire dans les restes de limbe qui la surmontent ; par le fait d'un accroissement intercalaire basal trop précoce et trop prédominant.

Le pétiole, la gaine et la ligule des Graminées ne pourraient en aucune façon être comparés au pétiole, à la gaine et aux stipules des Dicotylédones. Les mêmes vocables seraient appliqués à des organes analogues par leurs fonctions, mais non homologues par leur origine et leur constitution.

e) *Rapports phylogéniques entre les feuilles des Graminées et celles des Dicotylédones*

Si l'on accepte ces homologues nouvelles, la question doit se poser de savoir si elles représentent de simples phénomènes de convergence ou si elles sont l'expression de liens réels de parenté entre les deux groupes considérés.

Or, Ethel Sargent (1908) a montré combien il était vraisemblable d'admettre des rapports phylogéniques entre les Monocotylédones et les Dicotylédones, et ses conclusions ont été adoptées par nombre d'auteurs (voir Lotsy, 1911). Le nouveau trait de ressemblance que ces homologues foliaires traduisent ne peut que fortifier l'hypothèse d'Ethel Sargent.

Il a déjà été indiqué, d'autre part, que la considération de l'évolution cotylédonaire, celle aussi de l'évolution foliaire, avaient amené certains de ces auteurs à penser que la souche des Monocotylédones devait être cherchée parmi les Dicotylédones primitives.

En admettant que les nouvelles homologues proposées indiquent une descendance de l'un de ces groupes par rapport à l'autre, le sens qu'elles déterminent pour cette descendance va-t-il également des Dicotylédones aux Monocotylédones ?

Et d'abord quel est, chez les Dicotylédones, le type foliaire de caractère le plus primitif ? Est-ce celui que réalise la feuille végétative ou est-ce celui des écailles pérulaires et des bractées ?

Nous pouvons déduire deux réponses opposées à cette question à partir des théories de Lignier et de Vuillemin. Pour Vuillemin, c'est la feuille végétative à limbe complexe qui serait le point d'aboutissement de l'évolution foliaire ; pour Lignier, au contraire, l'évolution se serait faite dans le sens d'une réduction progressive du limbe, à partir de feuilles à limbe puissant, par perte progressive de la puissance de ramification du point végétatif terminal de cet organe, autrement dit par réduction de la durée de l'accroissement apical.

On sait d'ailleurs que, chez les Dicotylédones, les écailles pérulaires et les bractées apparaissent comme le résultat d'un arrêt de développement frappant des ébauches foliaires capables de produire des feuilles végétatives ; jusqu'à un certain point, telle ébauche foliaire peut, en effet, expérimentalement, être amenée à se transformer, soit en feuille végétative si l'on favorise son développement, soit en écaille pérulaire ou en bractée si l'on met des entraves à sa vitalité : toute l'arboriculture fruitière, par exemple, le démontre.

D'autre part, si l'on conçoit aisément l'avortement plus ou moins complet d'un organe préexistant par atrophie, il est plus difficile d'admettre l'apparition totale d'un organe nouveau au sommet d'un autre par hypertrophie. Autrement dit, la transformation évolutive d'une feuille à limbe capable d'un important développement en écaille à limbe très réduit est plus plausible que la transformation d'une écaille sans limbe en une feuille pourvue de limbe.

Ainsi, les écailles pérulaires et les bractées ne représentent pas, chez les Dicotylédones, un état primitif de la feuille, mais un état dérivé; la dérivation s'est faite à partir d'une feuille capable d'avoir un limbe bien développé, par perte précoce du pouvoir d'accroissement apical; la croissance ultérieure n'a pu se faire que par accroissement intercalaire basal.

La feuille des Monocotylédones en général, et celle des Graminées plus particulièrement, ne peut donc être de même qu'un stade phylogénique dérivé par rapport à celui que représente la feuille végétative des Dicotylédones, et c'est à la théorie générale de Lignier, et non à celle de Vuillemin, que nous sommes amenés à adhérer.

CHAPITRE VI. — STADES PROBABLES DE L'ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE DE LA FEUILLE DES GRAMINÉES

Les ancêtres lointains des Graminées étaient donc vraisemblablement des Dicotylédones à feuilles végétatives isolées, pourvues d'un limbe et d'une gaine, celle-ci peut-être surmontée de stipules ou d'oreillettes; mais, par suite d'une réduction considérable et congénitale de l'accroissement apical, le limbe foliaire ne prenait qu'un faible développement et la feuille n'acquerrait quelque importance que grâce à un accroissement intercalaire basal plus ou moins durable.

Les glumelles inférieures, telles que celles des *Aira*, des *Avena*, ont conservé la trace de cette constitution très primitive.

La durée de l'accroissement apical tendant à se réduire de plus en plus, l'accroissement intercalaire basal se manifestant au contraire de plus en plus vite et durant de plus en plus longtemps, il en est résulté des gaines rubanées à sommet ne portant plus trace de la lobation primitive: le limbe de la feuille graminéenne était constitué.

C'est ce stade que représentent beaucoup de bractées dans l'inflorescence des Graminées.

Puis, une nouvelle zone d'accroissement intercalaire basal s'étant établie en-dessous de la première, dans la tige par conséquent, au niveau du nœud, son fonctionnement a produit un organe nouveau, en forme de gaine close, soulevant au-dessus de lui l'organe primitif devenu fonctionnellement un limbe.

A la limite entre ces deux organes, à la base du limbe, une région s'est spécialisée en assurant en général l'épanouissement du limbe ; elle a même pris parfois l'aspect et les fonctions d'un pétiole (Bambusoïdées) ; ailleurs, elle a formé des appendices latéraux qui jouent un rôle dans la fermeture de la feuille (*Hordeum*, etc.).

Immédiatement au-dessous de cette région, une prolifération épidermique a donné naissance à la ligule, organe également nouveau, sans homologue dans les feuilles des plantes moins évoluées, mais remplissant jusqu'à un certain point les fonctions des stipules chez les Dicotylédones.

Une nouvelle extension latérale de l'insertion foliaire au moment de la surrection de la gaine a produit d'abord une gaine ouverte comme le limbe au-dessus de la gaine fermée en forme de tuyau ; par réduction de plus en plus grande de la région fermée, la gaine enfin a pu devenir ouverte sur toute son étendue.

Par un phénomène de même nature que celui qui avait produit les écailles pérulaires chez les Dicotylédones, le limbe des feuilles de la base des rameaux a cessé de se développer normalement, l'activité méristématique des régions distales se montrant toujours la première entravée par les causes de réduction foliaire. Il en est résulté de nouvelles écailles pérulaires, constituées essentiellement aux dépens de la gaine de deuxième formation, et dont la plus inférieure est la préfeuille. Celle-ci, en tant que première feuille d'un rameau, a parfois conservé seule le caractère primitif de gaine fermée dans les espèces où les feuilles végétatives ont acquis une gaine entièrement ouverte (*Psamma*, *Arundinaria*). Une préfeuille ouverte apparaît donc, en fin de compte, comme le stade ultime de l'évolution foliaire chez les Graminées.

TROISIÈME PARTIE

La Feuille dans l'Embryon des Graminées

Nous avons été conduits, par l'étude de la feuille dans l'appareil végétatif et dans l'inflorescence des Graminées, à envisager la constitution de cette feuille sous un point de vue tout différent de celui qui était adopté jusqu'alors. Nous sommes, par conséquent, en droit d'espérer, qu'en appliquant ces données nouvelles à l'interprétation de la feuille cotylédonaire, nous serons capables de choisir, sur de nouveaux arguments, entre les théories contradictoires qui continuent à se heurter à ce sujet.

CHAPITRE I^{er}. — DONNÉES MORPHOLOGIQUES CLASSIQUES SUR L'EMBRYON DES GRAMINÉES

Si les parties essentielles de la feuille végétative des Graminées ont été désignées d'emblée par les mêmes noms (limbe, gaine) que celles de la feuille typique des Dicotylédones, parce que leurs homologues apparentes, quoique trompeuses comme nous l'avons montré, ont paru évidentes au premier abord, au contraire, la feuille cotylédonaire graminéenne a semblé si différente de toute autre aux premiers observateurs, et si énigmatique, qu'ils ont nommé séparément, par des termes spéciaux, les divers organes embryonnaires.

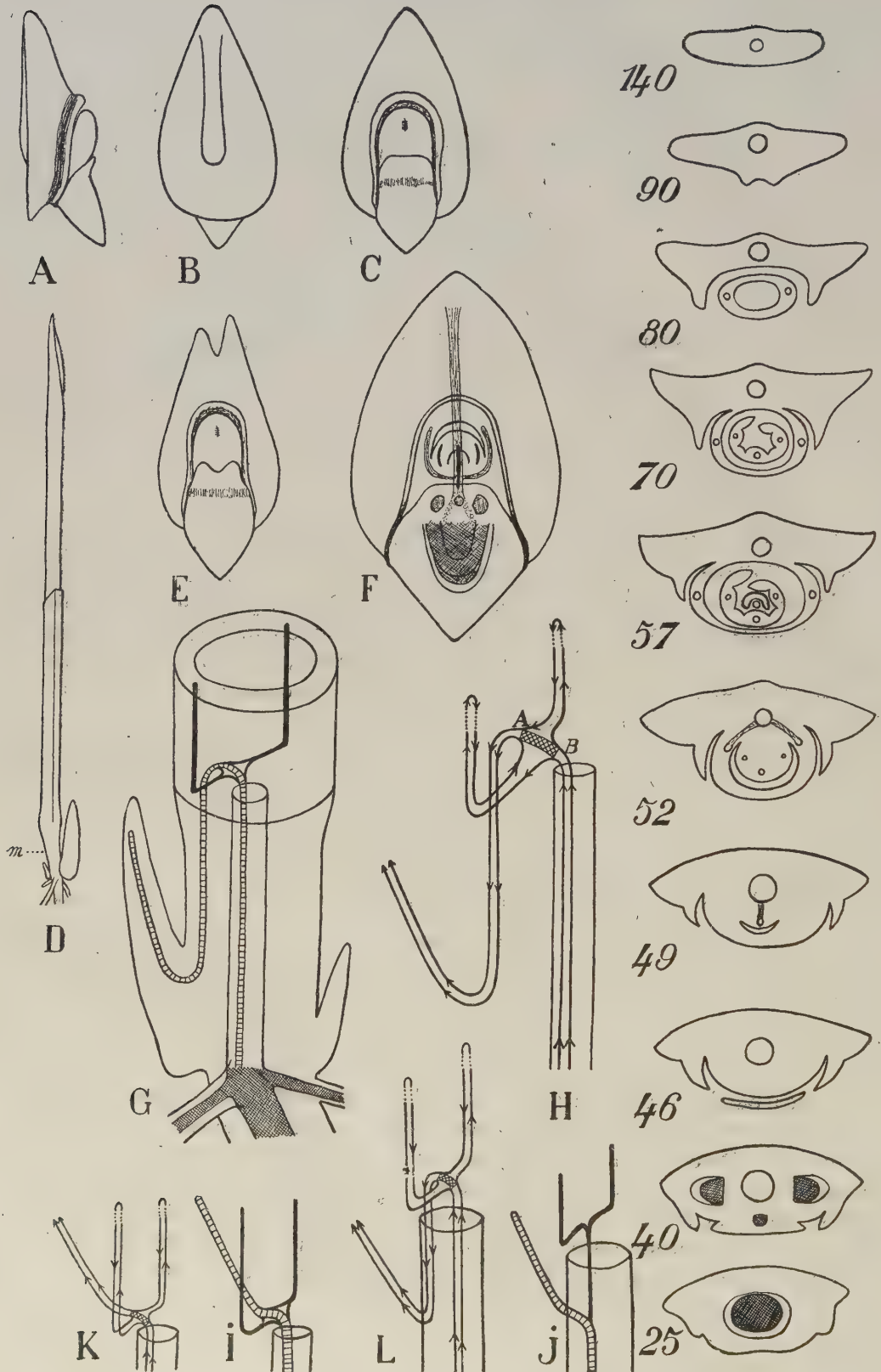


FIGURE 11

- A : Embryon adulte d'*Avena sativa* L., vu latéralement. Gr. : 12.
 B : Le même, vu par la face de l'écusson adossée à l'albumen ou face postérieure. Gr. : 12.
 C : Le même, vu par la face antérieure. Gr. : 12.
 D : Jeune germination d'*Avena sativa* L. ; la première feuille végétative est sortie de la piléole en la déchirant au sommet ; un mésocotyle (m) assez court sépare la base apparente de la piléole du niveau d'insertion de l'écusson ; celui-ci est encore contenu dans le grain ; à la base du mésocotyle, à l'opposé du grain, on voit apparaître le lobule et, au-dessous, les trois premières racines latérales. Gr. nat.
 E : Embryon adulte d'*Avena sativa* L. à écusson et lobule bifides. Gr. : 12.
 F : Embryon presque adulte d'*Avena sativa* L. sur lequel on a figuré les organes internes visibles par transparence après les traitements appropriés. Gr. : 30.
 25 à 140 : Sections transversales appartenant à une série de 140 coupes de 5 μ d'épaisseur, pratiquées dans un embryon adulte d'*Avena sativa* L. Gr. : 30.
 G, I, J : Schémas de la disposition et des rapports réciproques du cordon libéroligneux de l'écusson et des deux cordons de la piléole dans une germination : 1° d'*Avena* ; 2° de *Triticum* ; 3° de *Zea*.
 H. K, L : Schémas traduisant l'interprétation proposée par E. Sargent et A. Arber (1915) pour les structures précédentes.

Les nombreuses recherches effectuées jusqu'à ce jour n'ayant pas encore eu pour résultat de réaliser l'accord au sujet de la constitution réelle du cotylédon, les descriptions classiques récentes font toujours usage du langage spécial primitif.

a) Morphologie de l'embryon dans le grain mûr

Considérons, par exemple, un embryon d'avoine (*Avena sativa* L.) dans un grain mûr.

Long de 3 ^m/_m environ, sensiblement deux fois moins large que long, cet embryon s'applique contre l'albumen par un organe de contour ovoïde-aigu nommé **écusson**, **scutellum** ou **hypoblaste** (fig. 11, A) et qui forme à lui seul plus des deux-tiers de la masse embryonnaire. La face de l'écusson adhérente à l'albumen (fig. 11, B) est sensiblement plane ; elle présente toutefois suivant son grand axe une crête médiane, s'abaissant progressivement jusqu'à l'extrémité pointue de l'écusson, où elle se termine, et n'occupant que les trois quarts environ de la longueur du grand axe. Cette crête a l'apparence d'une nervure médiane de l'écusson ; elle en a la valeur comme le montre l'étude de l'organisation interne.

La face opposée de l'écusson, sa face externe ou supérieure, rappelle un peu, par sa forme, celle d'une pantoufle dont l'ouverture posséderait un rebord saillant. Le reste de l'embryon semble sortir de cette ouverture ; on y distingue aisément : 1° un **cône radiculaire**, terminant l'embryon à l'opposé de la pointe de l'écusson et formant poche, ou **coléorhize**, pour la première racine ébauchée à son intérieur ; 2° une pièce en forme de sac clos, la **piléole** ou **coléoptile**, dont la base s'oppose à celle du cône radiculaire et qui contient quelques ébauches foliaires et le sommet végétatif de la tige, c'est-à-dire la

gemmule ; la piléole présente, vers le milieu de sa face externe, une sorte de petite boutonnière longitudinale dont les deux lèvres sont étroitement appliquées l'une contre l'autre, mais qui est bien reconnaissable, au microscope binoculaire, par la disposition de ses cellules de bordure ; 3° enfin un appendice en forme d'écaille, s'insérant sur l'axe embryonnaire à l'opposé de l'écusson, vers la base du cône radiculaire, et recouvrant en partie la piléole à sa base ; c'est le **lobule** ou **épiblaste**.

b) Morphologie de l'embryon pendant la germination

Au cours de la germination (fig. 11, D), l'écusson reste inclus dans le grain, où il joue le rôle de suçoir pour l'utilisation de l'albumen, cela sans modifier notablement son aspect. Le lobule ne subit, lui non plus, aucun changement marqué et paraît dénué de toute fonction. La première racine sort de l'intérieur du cône radiculaire en le perçant pour s'enfoncer dans le sol ; les parois latérales de la coléorhize persistent autour de la base de la racine comme un étui. Simultanément, la piléole s'allonge à l'opposé, vers le haut, et elle finit par être percée au sommet, comme la coléorhize, par l'allongement plus intense de la première feuille végétative ; la nervure médiane de celle-ci est opposée à celle de l'écusson. Les feuilles végétatives suivantes continueront la série alterne-distique ainsi commencée.

En général, la piléole se sépare de l'écusson par une portion d'axe nommée **mésocotyle** par Celakovsky (1897), d'autant plus allongée que le grain était plus profondément enfoui, et qui peut atteindre plusieurs centimètres. La piléole ainsi développée est nettement binerviée ; ses deux nervures sont latérales par rapport à la nervure médiane de l'écusson, ou à celle de la première feuille végétative.

Deux racines latérales sortent de très bonne heure à la base du mésocotyle, sur les mêmes génératrices que les deux nervures de la piléole ; une troisième racine latérale se montre peu de temps après au même niveau ; elle correspond à la nervure médiane de la première feuille végétative.

Chez les autres Graminées, la constitution d'ensemble de l'embryon reste la même que dans le type qui vient d'être décrit, à quelques variantes près, dont les principales sont les suivantes : le lobule peut être notablement plus développé que dans le genre *Avena* et atteindre presque l'importance de l'écusson, sans jamais cependant devenir ni fonctionnel, ni nervié (*Zizania*, *Leersia*) ; il peut également être beaucoup moins développé ou même faire totalement défaut (*Zea*). Le rebord de la face externe de l'écusson peut être beaucoup plus développé et enfermer presque complètement les autres organes embryonnaires (*Zea*). Le mésocotyle peut exister déjà avant la germination (*Zea*), ou, au contraire, ne pas apparaître du tout au cours de la germination (*Triticum*).

On trouvera particulièrement dans l'important travail de Bruns (1892) la description et les figures de nombreux embryons de Graminées.

CHAPITRE II. — THÉORIES INTERPRÉTATIVES DE LA FEUILLE COTYLÉDONAIRE DES GRAMINÉES

Quelles sont les homologues des différentes parties de l'embryon ainsi constitué ? De quoi se compose en particulier la feuille cotylédonaire ?

Il n'est pas nécessaire de refaire ici l'historique complet d'une question qui a suscité tout récemment encore des études spéciales bien connues (Ethel Sargent et Agnès Arber, 1915 ; Coulter, 1915 ; Worsdell, 1916, etc.) à l'index bibliographique desquelles il suffira de se reporter.

En ce qui concerne la feuille cotylédonaire, deux théories d'ensemble restent en présence aujourd'hui, d'ailleurs avec des variantes de détail plus ou moins importantes.

Dans l'une, l'écusson et la piléole sont considérées comme deux feuilles distinctes, le premier de ces organes figurant un cotylédon fonctionnel ; quand un mésocotyle les sépare, il est assimilé à un entrenœud ; comme la piléole est superposée à l'écusson, on a été conduit à attribuer au lobule la valeur d'une deuxième feuille, l'écusson étant regardé comme la première, pour retrouver la disposition phyllotaxique alterne-distique, constante chez les Graminées. La piléole devient ainsi la troisième feuille, et la première feuille végétative, la quatrième feuille de la plante. Le lobule est considéré comme une feuille cotylédonaire plus ou moins atrophiée et non fonctionnelle. L'embryon graminéen serait ainsi dicotylé avec hétérocotylie. Des noms comme ceux d'Hackel (1887), de Bruns (1892), de Van Tieghem (1897), de Coulter (1915), figurent dans la liste des défenseurs de cette théorie.

D'après l'autre théorie, l'écusson et la piléole ne seraient que deux parties d'une seule et même feuille cotylédonaire. Le mésocotyle n'aurait donc pas la valeur d'un entrenœud. Le lobule pourrait n'être qu'un organe accessoire, auquel cas l'embryon graminéen serait monocotylé. Mais cette théorie n'exclut pas la possibilité de regarder le lobule comme un deuxième cotylédon atrophié et non fonctionnel : c'est ainsi par exemple que Lotsy (1911) le considère. Hanstein (1870), Van Tieghem (1872), Schlickum (1896), Celakovsky (1897), Ethel Sargent et Agnès Arber (1915), ont été les principaux protagonistes de cette théorie au cours du dernier demi-siècle.

CHAPITRE III. — CHOIX ENTRE CES THÉORIES

a) *La piléole est-elle une feuille, la troisième de la plante ?*

Si la piléole devait être considérée comme la troisième feuille de la plante, ce ne pourrait être qu'une feuille sans nervure médiane, d'après sa conformation et sa position phyllotaxique. Or, une telle constitution foliaire est inexplicable et reste inexplicable après l'étude comparée que nous avons faite des autres feuilles de la plante. La préfeuille, avec laquelle la piléole offre une certaine ressemblance, possède une nervure médiane, comme je l'ai montré précédemment ; l'analogie, dont Weatherwax (1920) faisait encore état tout récemment, n'est qu'apparente.

b) *Le lobule peut-il être la deuxième feuille de la plante ?*

Pour que la piléole puisse être considérée comme la troisième feuille de la plante, il faut qu'on puisse regarder le lobule comme la deuxième. Or, dans un embryon d'*Avena sativa*, par exemple, l'insertion du lobule sur l'axe de l'embryon se fait nettement en-dessous du nœud de l'écusson, ce nœud étant défini par le niveau où le faisceau libéroligneux de cet organe devient transversal et passe dans le cylindre central de l'axe embryonnaire (fig. 11, 40 à 52). L'examen de la figure 8, planche 13, du mémoire de Van Tieghem (1872), de la figure 1, page 161, du travail d'E. Sargent et A. Arber (1915), conduit à la même conclusion. Donc, si le lobule est une feuille, ce ne peut être qu'une feuille antérieure à l'écusson et non postérieure à lui. Cette conclusion était déjà celle de Schleiden (1837), cité par Bruns (1892).

c) *L'existence possible du mésocotyle s'oppose-t-elle à ce qu'on puisse considérer la piléole comme une partie de la feuille cotylédonaire dont l'écusson serait l'autre partie ?*

Les arguments qui autorisent à donner une réponse négative à cette question ont déjà été rassemblés et bien mis en lumière par Celakovsky (1897). Ontogéniquement et dans tous les cas, la piléole dérive de la même ébauche

foliaire que l'écusson ; le mésocotyle est toujours dû, quand il existe, à un accroissement intercalaire tardif, se produisant quelquefois avant la maturité de l'embryon (*Zea*, etc.), mais plus souvent au cours de la germination seulement (*Avena*, etc.). Sa structure ne correspond d'ailleurs pas à celle d'un entrenœud. Des faits d'accroissement intercalaire tardif du même ordre peuvent être cités (*Ficus elastica*).

d) *Conclusions du Chapitre III*

En définitive, des deux théories opposées, c'est celle qui interprète la piléole et l'écusson comme deux parties d'une même feuille cotylédonaire qui paraît actuellement la plus satisfaisante et c'est celle-là qu'il nous reste par conséquent à étudier de plus près.

CHAPITRE IV. — DISCUSSION DES HOMOLOGIES ATTRIBUÉES AUX DIFFÉRENTES PARTIES DE L'EMBRYON GRAMINÉEN DANS LA THÉORIE QUI RAPPORTE AU COTYLÉDON FONCTIONNEL LA PILÉOLE ET L'ÉCUSSON

Si beaucoup d'auteurs sont d'accord pour rapporter au cotylédon fonctionnel la piléole et l'écusson, des divergences assez importantes persistent entre eux quand il s'agit de décider des homologies respectives des divers organes embryonnaires.

a) *Le lobule*

Et d'abord, le lobule fait-il ou non partie de la même feuille cotylédonaire que la piléole et l'écusson ? Autrement dit, l'écusson des Graminées est-il bien réellement monocotylédoné ?

1. — LE LOBULE EST-IL L'HOMOLOGUE DES APPENDICES DE LA BASE DU LIMBE DANS LA FEUILLE VÉGÉTATIVE ?

Parmi les auteurs qui l'ont interprété comme une simple dépendance du cotylédon fonctionnel, Celakovsky (1897) est le seul qui ait tenté de l'homologuer à un organe existant dans la feuille végétative graminéenne.

D'après cet auteur, comme j'ai déjà eu l'occasion de l'exposer, le lobule serait homologue des appendices que présentent certaines espèces à la base du limbe dans leurs feuilles végétatives. L'écusson serait, en effet, pour Celakovsky, l'homologue du limbe de la feuille végétative, et la piléole en représenterait la ligule. Le lobule serait ainsi formé des deux appendices de la base de l'écusson, séparés latéralement de lui et congénitalement fusionnés en une seule pièce à son opposé.

Celakovsky avait cru trouver dans les feuilles du genre *Melica* un organe analogue ; j'ai montré qu'il était impossible d'admettre une telle comparaison, puisqu'il s'agit dans ce cas de la partie antérieure de la ligule.

Celakovsky n'a d'ailleurs pas manqué de prévoir une sérieuse objection à son hypothèse : c'est qu'il n'y a aucune correspondance nécessaire, pour une espèce donnée, entre la présence d'appendices basilaires au limbe de la feuille végétative et celle d'un lobule à l'embryon. En effet, si le riz (*Oryza*) possède à la fois des appendices et un lobule, l'orge (*Hordeum*) a bien des appendices, mais manque de lobule et l'avoine (*Avena*) a bien un lobule, mais pas d'appendices. Dans le genre *Zizania*, où l'on rencontre cependant les lobules les plus développés de la famille, les appendices manquent également aux feuilles végétatives.

Celakovsky a cru répondre victorieusement à cette objection en faisant valoir la variabilité des feuilles dans une même plante. Cependant, quand on peut constater, précisément par l'étude des variations foliaires, que les appendices ne se présentent jamais sur les feuilles primordiales non plus que sur les bractées de l'inflorescence, qu'ils n'apparaissent que tardivement au cours du développement des feuilles et seulement sur les feuilles végétatives les plus hautement différenciées d'une plante, on est en droit d'accorder une grande force à l'objection.

L'existence de lobules à sommet bifide rappellerait pour Celakovsky l'origine ancestrale double de ces organes et serait une autre preuve à l'appui de sa conception. J'ai observé moi-même chez l'*Avena sativa* des lobules bifides (fig. 11, E) ; mais, fait important à remarquer, l'écusson était lui-même bifide. Faut-il en conclure aussi à l'origine double de l'écusson ?

En résumé, l'opinion de Celakovsky, récemment encore développée par Worsdell (1916), me paraît devoir être rejetée.

2. — LE LOBULE EST-IL UNE DÉPENDANCE DE LA COLÉORHIZE ?

Je suis, par contre, d'accord avec Celakovsky pour repousser l'interprétation soutenue par Schlickum (1896) et suivant laquelle le lobule serait une dépendance de la coléorhize, la raison donnée par Schlickum s'appliquant aussi bien à l'écusson qu'au lobule ; ces deux organes peuvent, en effet, s'étendre plus ou moins vers le bas et contracter avec la coléorhize des rapports plus ou moins étendus.

3. — LE LOBULE, FEUILLE COTYLÉDONAIRE ATROPHIÉE

Si le lobule n'est pas une dépendance des bords de l'écusson, s'il n'est pas davantage une excroissance de la coléorhize, il ne reste plus à examiner qu'une troisième hypothèse émise, celle de la nature cotylédonaire de cet organe. Si le lobule est un cotylédon atrophié et devenu sans fonction, l'absence d'appareil conducteur dans cet organe s'explique aussi bien par là que par les deux hypothèses antérieurement discutées. C'est ici le lieu de rappeler que Coulter (1915) a décrit, chez le *Zea Mays*, un massif de tissu procambial qui serait le vestige de l'appareil conducteur libéroligneux du lobule, ou deuxième cotylédon, d'ailleurs complètement avorté dans cette espèce. Dans la figure qu'il en donne (fig. 1, p. 177), il est manifeste que ce massif procambial s'insère, sur le cylindre central de l'axe embryonnaire, à un niveau plutôt légèrement inférieur à celui de l'insertion du cordon libéroligneux de l'écusson. Si l'interprétation de Coulter est exacte, ces faits confirmeraient l'opinion déjà émise relativement à la position relative du lobule et de l'écusson dans la série phyllotaxique de la jeune plante : le lobule ne pourrait être une feuille postérieure à l'écusson.

Au point de vue morphologique, c'est avec l'écusson que le lobule a le plus de ressemblance, surtout quand il est passablement développé. Nous avons vu, d'autre part, que les mêmes variations morphologiques peuvent affecter simultanément ces deux organes (bifidité).

Du point de vue ontogénique, s'il paraît établi que le lobule prend naissance d'une façon indépendante — ce qui s'accorde avec sa nature foliaire supposée — et sur la face de l'axe embryonnaire opposée à celle qui porte l'écusson — ce qui permet de le rapporter à un organe homologue de ce dernier — il résulterait toutefois des observations faites jusqu'ici qu'il apparaîtrait postérieurement à l'autre feuille cotylédonaire. Mais, sa première ébauche peut n'avoir pas été discernée par les ontogénistes à cause de sa réduction même ; cette réduction, ainsi que la lenteur relative du développement du lobule, sont vraisemblablement en rapport avec le développement précoce et intense de l'écusson, comme sont en rapport, par exemple, l'évolution rapide et puissante des bourgeons axillaires de la portion terminale d'un rameau et le développement retardé ou nul de ses bourgeons basilaires, dont l'ébauche est souvent insensible.

En définitive, nous admettons, comme hypothèse actuellement la moins fragile, que le lobule est une feuille cotylédonaire dont l'atrophie habituelle peut aller jusqu'à l'avortement total ; que, dans la série phyllotaxique alternedistiquée de la jeune plante, cette feuille n'est pas interposée entre le cotylédon fonctionnel (écusson et piléole) et la première feuille végétative, mais qu'elle est au plus opposée à l'écusson, ou bien même inférieure à lui ; enfin, que les Graminées sont dicotylées avec hétérocotylie.

b) *Le cotylédon fonctionnel*

L'écusson et la piléole étant regardés comme les organes essentiels du cotylédon fonctionnel, à quelles parties de la feuille graminéenne doit-on les rapporter l'un et l'autre ?

1. — LES THÉORIES

Van Tieghem (1872) a particulièrement détaillé une comparaison, devenue classique, entre la feuille cotylédonaire et une glumelle inférieure aristée comme celle du genre *Aira*, par exemple, où l'arête s'insère à la base de la glumelle. L'écusson correspondrait à l'arête, la piléole au reste de la glumelle. Et, comme il admettait que l'arête figure le limbe de la feuille végétative et que le reste de la glumelle, placé au-dessus de l'insertion de l'arête, représente la ligule, l'écusson et la piléole devenaient respectivement pour lui les homologues du limbe et de la ligule de la feuille végétative. Quant au mésocotyle, il devait correspondre au nœud cotylédonaire, allongé secondairement par accroissement intercalaire.

Celakovsky (1897) fut l'un des principaux défenseurs de cette théorie dans la suite. Worsdell (1916) la soutint à nouveau récemment.

La comparaison poursuivie entre l'embryon des Graminées et celui des autres Monocotylédones a conduit, d'autre part, et notamment Ethel Sargent et Agnès Arber (1915), à concevoir les homologues de la feuille cotylédonaire graminéenne d'une manière assez différente de la précédente.

Trois diagrammes, insérés dans le mémoire des deux auteurs anglais (fig. 5, 6, 7, p. 166), schématisent leur conception, d'ailleurs assez laborieuse pour avoir nécessité la création d'un type intermédiaire hypothétique.

Dans un embryon comme celui du genre *Elettaria* (Zingibéracées), à germination hypogée, le sommet du cotylédon fonctionne comme suçoir à l'intérieur de la graine ; la base engainante du cotylédon est séparée du sommet par un pédoncule cotylédonaire. Lors de la germination, l'allongement de l'hypocotyle vers le haut force le pédoncule, qui reste en rapport avec le sommet cotylédonaire inclus dans la graine souterraine, à se recourber vers le bas en longeant l'hypocotyle.

Que ce pédoncule se fusionne latéralement avec l'hypocotyle et un mésocotyle sera constitué. La partie de la gaine qui se sera allongée au-dessus de l'insertion du pédoncule cotylédonaire et qui pourrait correspondre à une paire de stipules, représentera la piléole. L'écusson, sessile contre l'hypocotyle, par suite de la fusion qui aurait donné naissance au mésocotyle, figurerait le sommet du cotylédon.

Les arguments présentés par les défenseurs de ces théories divergentes sont essentiellement d'ordre anatomique. L'organisation de l'appareil conducteur dans la jeune plante joue le premier rôle dans la justification de leurs conclusions.

Cette organisation ayant été minutieusement décrite par les auteurs précédents, il suffit de la rappeler brièvement à l'aide de schémas.

Dans l'*Avena sativa*, par exemple (fig. 11, G), le cordon libéroligneux de l'écusson paraît la terminaison d'un cordon libéroligneux du cylindre central de l'axe ; ce cordon quitterait le cylindre central au sommet du mésocotyle, se recourberait vers le bas, parcourrait à nouveau la longueur du mésocotyle en dehors du cylindre central et parallèlement à lui, puis se recourberait enfin en sens inverse à la base du mésocotyle pour pénétrer dans l'écusson. A l'insertion apparente de la piléole sur l'axe, au sommet du mésocotyle, les deux cordons libéroligneux de la piléole présentent un parcours transverse et se raccordent par une bifurcation au cordon précédent, au niveau de sa courbure supérieure.

E. Sargant et A. Arber, croyant à la dualité du cordon libéroligneux de l'écusson et des cordons de la piléole, interprètent l'organisation ci-dessus décrite de la façon suivante, schématisée dans la figure 11 (H). De la base du cylindre central de l'axe embryonnaire, au niveau de son raccord avec le cylindre central de la première racine, deux faisceaux libéroligneux, parallèles et accolés, s'élèvent jusqu'au sommet du mésocotyle ; là, ils divergent ; après un parcours transverse qui les amène en deux points opposés de la base de la piléole, ils s'élèvent verticalement dans celle-ci jusque près de son sommet. Chacun d'eux éprouve alors une brusque flexion et reprend un trajet inverse du précédent, la branche descendante restant parallèle et accolée à la branche montante du même faisceau. De retour au voisinage du cylindre central, au sommet du mésocotyle, les deux faisceaux convergent du côté externe et, redevenus parallèles et accolés, se recourbent pour descendre à travers toute la longueur du mésocotyle, parallèlement au cylindre central, mais en dehors de lui. Une nouvelle courbure en sens inverse les amène en fin de compte dans l'écusson, où ils se terminent côte à côte, au sommet de la feuille cotylédonaire. Le pont libéroligneux AB (fig. 11, H), réunissant les deux cordons doubles longitudinaux du mésocotyle, et complétant la courbe au niveau du sommet de ce mésocotyle, est regardé comme le résultat d'une adaptation secondaire en corrélation avec une nécessité physiologique.

Toutes les Graminées ne se laissent d'ailleurs pas ramener exactement au type *Avena* au point de vue de l'organisation de l'appareil conducteur cotylédonaire. Deux autres types principaux, déjà établis par Van Tieghem (1872), se distinguent du précédent :

1° Le type *Triticum*, par l'absence d'un mésocotyle et, par conséquent, de la courbe en U renversé que présente le cordon mésocotylaire (fig. 11, I) ;

2° Le type *Zea*, où un mésocotyle existe, par l'absence apparente de la même courbe en U renversé ; il n'y a pas de cordon libéroligneux en dehors du cylindre central dans le mésocotyle (fig. 11, J).

Pour E. Sargant et A. Arber, l'interprétation du type *Triticum* se déduit immédiatement de celle du type *Avena* (fig. 11, K). Quant au type *Zea*, elles

admettent que la courbe en U renversé existe, mais avec ses deux branches contenues à l'intérieur du cylindre central (fig. 11, L).

Dans tous les cas, par conséquent, le cotylédon graminéen resterait comparable à celui des autres Monocotylédones et comprendrait, d'après Ethel Sargent et Agnès Arber, deux cotylédons originels intimement soudés, homologues de ceux des Dicotylédones; les deux faisceaux libéroligneux des deux cotylédons constituant s'écarteraient seulement l'un de l'autre dans la piléole; partout ailleurs ils seraient accolés, mais leur dualité serait encore apparente.

2. — CRITIQUE DE LA THÉORIE D'ETHEL SARGANT ET AGNÈS ARBER

a) *Structure du sommet des faisceaux libéroligneux piléolaires*

Si les cordons de la piléole étaient composés d'une branche montante et d'une branche descendante d'un même faisceau qui se recourberait brusquement au sommet, on devrait trouver trace de cette courbure.

Or, E. Sargent et A. Arber n'ont rien décrit ni rien figuré à ce sujet. J'ai moi-même vainement cherché à constater le fait.

b) *Apparence double des faisceaux libéroligneux cotylédonaires*

Si les cordons libéroligneux de l'écusson et de la piléole étaient réellement composés de deux faisceaux accolés, on pourrait s'attendre à leur trouver la même disposition qu'aux faisceaux longitudinaux dont on peut observer l'accolement latéral effectif dans la tige des Graminées. D'après les descriptions de Chrysler (1906), que mes propres observations ont vérifiées (fig. 12, 340 et 335), quand deux faisceaux de trace foliaire se fusionnent, ils prennent contact d'abord par leur région libérienne; la section transversale d'un faisceau anastomotique, dans la partie moyenne de l'anastomose, présente donc la forme d'un V dont la pointe est occupée par le groupe libérien commun, les extrémités des deux branches étant au contraire occupées par les groupes ligneux encore écartés. Or, c'est la disposition exactement inverse que présentent les cordons cotylédonaires.

Par contre, quand un faisceau de trace foliaire se divise, la séparation commence par s'effectuer dans la région libérienne avant de se manifester dans la région ligneuse; une section transversale, pratiquée au niveau convenable dans un faisceau en voie de bifurcation, présente la forme d'un V, mais avec groupes libériens aux extrémités des branches (fig. 12, 280, 260, A, M₃-280, M₃-297, M₃-275).

Donc, la disposition réalisée dans les faisceaux de la feuille cotylédonaire a plutôt les caractères correspondant à une bifurcation d'un faisceau primi-

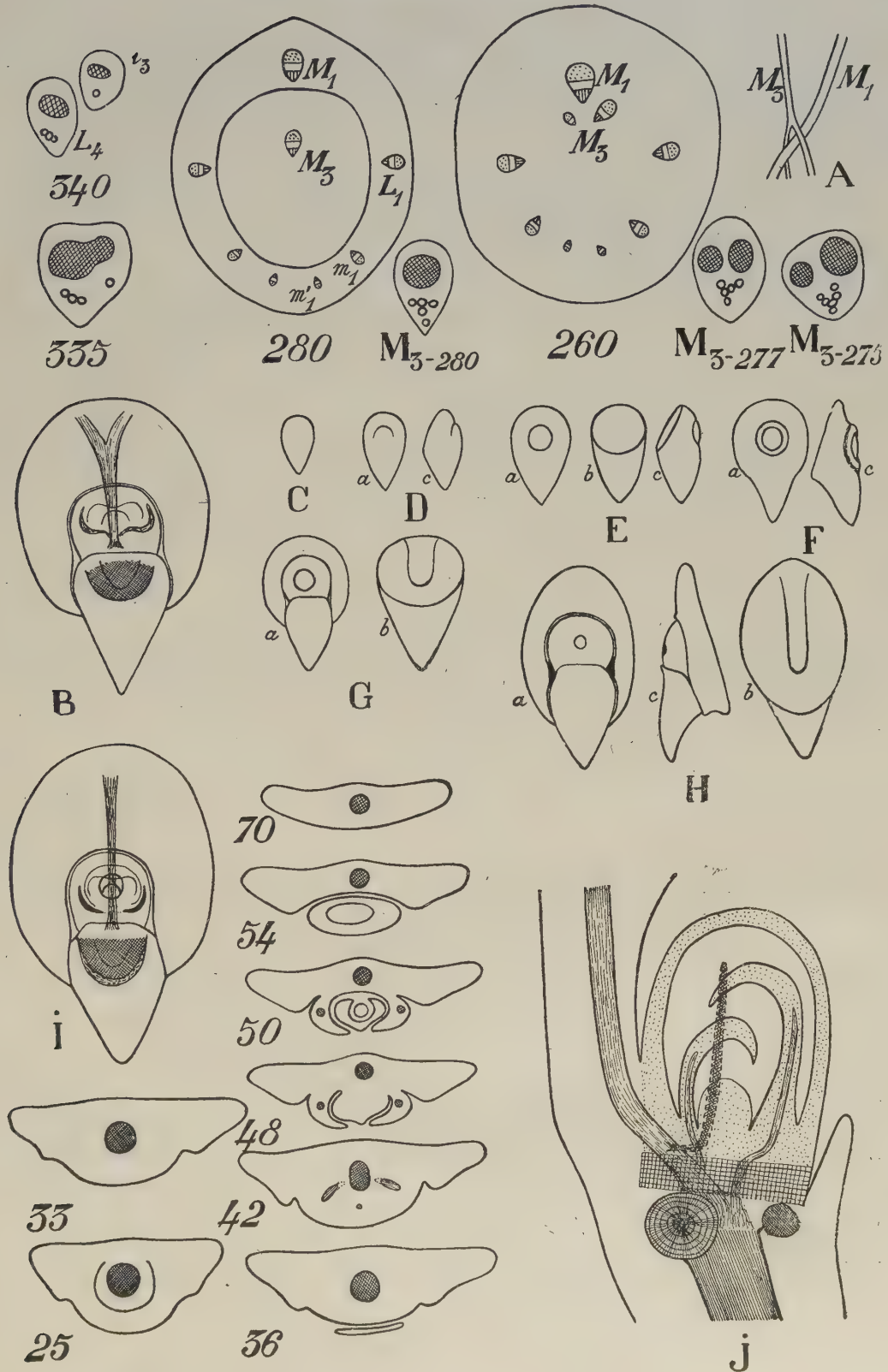


FIGURE 12

- 340 : Faisceaux libéroligneux L_4 et i_3 d'une section transversale de tige appartenant à une série de 630 coupes de 10 μ d'épaisseur, pratiquées dans une jeune plante d'*Avena sativa* L. issue de germination et ayant déjà six feuilles individualisées au-dessus de la piléole. Gr. : 400.
- 335 : Section transversale à un niveau un peu inférieur : les deux faisceaux L_4 et i_3 se sont accolés latéralement et d'abord par leur région libérienne. Gr. : 400.
- 280 et 260 : Sections transversales appartenant à la même série que 311, figure 10 (germination d'*Oryza sativa*). On a représenté seulement les faisceaux principaux de F_1 et le médian de F_3 . Au cours de sa différenciation vers le bas, dans la tige, le faisceau libéroligneux M_3 est arrivé exactement au-dessus de M_1 , au niveau où celui-ci s'incurve vers le centre de la tige ; M_3 s'est divisé en deux branches inégales de part et d'autre de M_1 . Gr. : 50.
- A : Schéma représentant la bifurcation de M_3 .
- M_3 -280 : Faisceau M_3 un peu au-dessus de la bifurcation ; massif libérien indivis. Gr. : 450.
- M_3 -277 et M_3 -275 : Le même faisceau à deux niveaux de plus en plus inférieurs de la bifurcation ; division de plus en plus accentuée du massif libérien avant que le massif ligneux se scinde lui-même. Gr. : 450.
- B : Jeune embryon d'*Avena sativa* L. dont le cordon procambial de l'écusson est bifurqué au sommet. Gr. : 43.
- C à H : Divers stades du développement de l'embryon chez l'*Avena sativa* L.-C : stade initial, embryon piriforme ; D : début de la différenciation relative de l'écusson et du sommet végétatif de la tige ; un sillon hémicirculaire commence à délimiter celui-ci ; E : le sommet de la tige est entouré d'un sillon annulaire ; F : la piléole commence à s'élever autour du sommet de la tige ; G : l'orifice circulaire antérieur de la piléole se rétrécit ; le lobule est bien reconnaissable, ainsi que, sur la face postérieure, la nervure médiane de l'écusson ; H : l'orifice de la piléole est encore plus réduit ; l'écusson a commencé à former son bourrelet antérieur.
- Dans tous les cas, a désigne la vue par la face antérieure, b, la vue par la face postérieure, c, la vue latérale. Gr. : 30.
- I : Jeune embryon d'*Avena sativa* L. à un stade voisin du stade H de la série précédente. On a figuré les organes internes visibles par transparence après les traitements appropriés ; seule, la première racine est ébauchée ainsi que la première feuille végétative ; les deux cordons piléolaires commencent à établir leurs rapports avec le cordon de l'écusson. Gr. : 43.
- 25 à 70 : Sections transversales appartenant à une série de 88 coupes de 5 μ d'épaisseur pratiquées dans l'embryon précédent ; la coupe 42 passe au niveau du raccord des trois cordons du cotylédon ; on y voit également la première indication du faisceau médian de la première feuille végétative. Gr. : 50.
- J : Schéma d'un embryon adulte d'*Avena sativa* L. coupé longitudinalement suivant son plan médian ; on a figuré en quadrillé la zone méristématique, comprenant déjà plusieurs assises de cellules sées, qui provoquera l'élongation du mésocotyle lors de la germination ; les parties qui seront soulevées ont été pointillées ; on a projeté sur ce schéma un des faisceaux de la piléole et la section transversale d'une des deux premières racines latérales.

tivement unique que ceux d'une fusion par accolement latéral de deux faisceaux indépendants, préalablement séparés.

Il est d'ailleurs assez fréquent d'observer, sur des embryons mûrs, une véritable dichotomie terminale du faisceau de l'écusson (fig. 12, B) ; à cette dichotomie du faisceau correspond quelquefois une dichotomie plus ou moins nette du sommet de l'écusson ; ces écussons à sommet bifide, auxquels correspondent aussi généralement des lobules bifides, ne rappellent-ils pas un caractère ancestral lointain, celui du mode de ramification des mériphytes primitifs ? S'il en était ainsi, les caractères qui, dans les faisceaux cotylédonaire, ont particulièrement attiré l'attention d'E. Sargent et A. Arber, pourraient représenter les derniers vestiges d'un mode de ramification habituellement perdu par l'écusson.

Enfin, les faisceaux libéroligneux d'apparence double, avec groupes libériens écartés, sont fréquents et connus depuis longtemps dans la nervure

médiane des cotylédons des Dicotylédones ; Chauveaud (1911) en a figuré de nombreux cas dans son mémoire classique. Doit-on en déduire que chaque cotylédon des Dicotylédones est lui-même d'origine double ?

c) Rapports ontogéniques des faisceaux libéroligneux de l'écusson et de la piléole

L'étude du développement de l'appareil conducteur embryonnaire confirme-t-elle les vues d'E. Sargant et A. Arber relativement aux rapports réciproques du cordon libéroligneux de l'écusson et des cordons de la piléole ?

C'est également d'après les connexions de ces cordons libéroligneux que Van Tieghem conclut une première fois (1872) à la nature cotylédonaire de la piléole et de l'écusson réunis, puis, une seconde fois (1897), à l'indépendance de ces deux organes, assimilés chacun à une feuille spéciale.

Il serait difficile de comprendre de pareilles divergences dans l'appréciation des mêmes faits si l'on ne remarquait que les observations anatomiques d'E. Sargant et A. Arber, comme celles de Van Tieghem, ont été faites de préférence et exclusivement sur des jeunes plantes en voie de germination, sous prétexte qu'à ce stade l'organisation de l'appareil conducteur, passé de l'état procambial à l'état libéroligneux, est plus facile à saisir.

Or, j'ai montré (1920, 9) que les rapports que peuvent présenter entre eux les faisceaux libéroligneux dans la tige des Graminées sont des phénomènes secondaires, variables avec les circonstances ; ils dépendent, en particulier, de la direction des courants d'échanges liquides et de l'état de la structure caulinaire au-dessous du niveau où ces faisceaux ont pris naissance d'une façon indépendante et à partir duquel ils se différencient ensuite, aussi bien vers le bas que vers le haut.

On peut donc se laisser entraîner à des conclusions contradictoires et erronées si l'on ne se préoccupe pas de la manière dont ces rapports se sont établis.

On manque d'ailleurs à peu près complètement de données sur l'organisation progressive de l'appareil conducteur embryonnaire des Graminées. Il est remarquable, par exemple, que dans le travail de Hanstein (1870), les figures qui se rapportent à l'organisation interne de l'embryon des Graminées aux divers stades de son développement fournissent des indications si précises sur la structure de l'ébauche de la première racine et laissent complètement dans l'ombre la différenciation des cordons procambiaux dans l'écusson, la piléole et les feuilles gemmulaires.

J'ai donc été amené à reprendre l'examen approfondi de l'ontogénie de l'embryon graminéen, avec la préoccupation spéciale de suivre la différenciation de l'appareil conducteur embryonnaire.

CHAPITRE V. — MORPHOLOGIE ONTOGÉNIQUE DE L'EMBRYON DES GRAMINÉES ET ANATOMIE ONTOGÉNIQUE DE SON APPAREIL CONDUCTEUR

a) *Technique*

Les téguments du grain contenant l'embryon, par leur silicification très précoce, s'opposent à l'obtention facile de coupes en série au microtome. On doit donc, en général, extraire l'embryon pour opérer, sur lui seul, l'inclusion dans la paraffine.

Si cette extraction ne présente aucune difficulté avant la maturité du grain, parce qu'alors l'albumen est liquide et qu'aucune adhérence n'existe encore entre l'embryon et les téguments, il n'en est plus de même quand le grain est mûr. Mais alors l'action d'une solution concentrée de soude (à 20 % par exemple) pendant un jour suffit pour que l'embryon se sépare souvent de lui-même du reste du grain, gonflé et éclaté.

On peut donc procéder dans tous les cas aux opérations habituelles d'inclusion sur des embryons aux divers stades de développement et en obtenir des coupes en série au microtome.

L'étude des coupes est heureusement complétée par l'examen d'ensemble, au microscope binoculaire à dissection, d'embryons rendus transparents par le procédé suivant : l'embryon est d'abord fixé (dans le liquide de Carnoy, ou dans le mélange de Tellyesniczky) s'il a pu être extrait directement du grain. Après les lavages convenables, il est teint à la safranine anilinée pendant environ 15 minutes. Lavé à l'eau, puis progressivement déshydraté par la série des alcools de plus en plus concentrés, il est ensuite éclairci dans l'essence de cèdre. Les noyaux seuls doivent rester fortement colorés en rouge. Les cordons procambiaux déjà différenciés, pourvus de noyaux allongés comme les cellules qui les contiennent, se reconnaissent alors très aisément sous la forme de traînées plus rouges. Les points végétatifs divers qui s'ébauchent de très bonne heure dans l'embryon (racines, tige, feuilles) sont eux-mêmes très accusés sous l'aspect de taches opaques rouge foncé, à cause du volume considérable du noyau par rapport à la cavité cellulaire et de sa chromophilie intense dans les éléments méristématiques. L'ensemble de l'embryon ainsi traité est d'une transparence suffisante pour qu'on puisse en obtenir, par la microphotographie, des clichés donnant la même impression qu'une radiographie d'un membre à charpente osseuse, radiographie sur laquelle les os se détachent nettement par rapport à la chair.

Il est avantageux de traiter par ce procédé les embryons fixés dont on veut

obtenir des séries de coupes au microtome : leur coloration préalable permet de les suivre plus facilement pendant l'inclusion dans la paraffine et de les orienter convenablement dans le bloc à l'aide du microscope binoculaire. La coloration à la safranine est d'ailleurs excellente pour les coupes en série, qu'on l'emploie seule ou en association, suivant la méthode de Benda, par exemple.

b) *Faits observés*

Chez l'*Avena sativa* L., l'embryon, avant qu'apparaisse la première indication d'une différenciation morphologique externe, a une forme ovoïde-aigüe (fig. 12, C). Au stade suivant (fig. 12, D), sa portion élargie perd sa forme sphérique pour s'aplatir d'un côté ; c'est le début de l'individualisation de l'écusson, dont le sommet s'accusera à l'opposé de la pointe de l'embryon. Simultanément, sur la face embryonnaire restée bombée, l'ébauche du point végétatif terminal de la tige apparaît sous la forme d'un léger mamelon, séparé du sommet de l'écusson par un sillon hémicirculaire ; très rapidement, ce sillon devient annulaire (fig. 12, E). L'écusson se présente alors comme une ébauche foliaire quelconque autour du sommet végétatif de la tige. Mais, dans ce cas, la première feuille et le point de végétation de la tige s'individualisent réciproquement ; ce dernier ne peut être morphologiquement distingué que quand l'écusson est lui-même ébauché à ses dépens ; l'écusson ayant ensuite, comme toute feuille d'un bourgeon, une croissance plus rapide que le sommet de la tige, semble porter celui-ci latéralement ; c'est ce qui a fait croire à une origine terminale pour le cotylédon.

Les bords du sillon entourant la tige se relèvent en un bourrelet annulaire, ébauche de la piléole (fig. 12, F). Hanstein (1870) a décrit la formation de ce bourrelet (chez un *Brachypodium*) comme s'il dérivait de deux points de croissance opposés et indépendants ; l'un, formé vers le sommet du scutellum et aux dépens du bord de celui-ci ; l'autre, ne tirant pas son origine de l'écusson et n'ayant que la valeur d'un poil. Par l'extension latérale de ces deux points de croissance, il en résulterait d'abord deux lèvres opposées autour d'un point végétatif de la tige, puis, finalement, un bourrelet annulaire par soudure latérale des bords extrêmes des deux lèvres. Je n'ai rien observé de semblable chez l'*Avena sativa*.

L'évolution ultérieure du bourrelet piléolaire (fig. 12, G, H) aura pour effet de le transformer en une enveloppe de plus en plus complète pour le sommet végétatif de la tige, lequel produit pendant ce temps et successivement les ébauches des deux premières feuilles végétatives ; l'ouverture piléolaire, d'abord largement circulaire, diminuera peu à peu de rayon et se réduira, finalement, à une fente longitudinale fermée, telle qu'on l'a décrite sur l'embryon mûr.

En même temps que la piléole subit ces transformations et que la gemmule se constitue progressivement, l'écusson prend de plus en plus

d'importance ; sa crête médiane apparaît ; un nouveau bourrelet se forme à ses dépens autour de la base de la piléole et de la région conique de l'embryon ; le lobule s'accuse sur la face de cette région opposée à l'écusson ; à l'intérieur du cône radiculaire, la première racine s'individualise de bonne heure et, après elle, trois nouveaux points végétatifs de racines se différencient au niveau où elle se raccorde à l'axe embryonnaire, dans un plan perpendiculaire à cet axe ; la dernière formée est dans le plan médian des feuilles successives, à l'opposé de l'écusson, sous la nervure médiane de la première feuille végétative ; les deux autres sont latérales et placées sous les deux nervures de la piléole.

La première apparition de l'appareil conducteur est également très précoce. C'est le cordon procambial de l'écusson qui en est le premier élément reconnaissable ; la piléole a encore une large ouverture circulaire, la première racine, seule ébauchée, est encore tout entière à l'état de massif méristématique que, vers le point où l'écusson s'insère sur l'axe embryonnaire, on peut déjà reconnaître des éléments procambiaux à leur calibre plus réduit, à leur longueur relative et à l'allongement correspondant de leurs noyaux. A partir de là, la différenciation procambiale s'effectue, d'une part, dans la direction du sommet de l'écusson et en suivant sa ligne médiane ; d'autre part, dans la direction de la première racine. Un cordon procambial unique, même au stade le plus précoce, existe dans l'écusson, exactement comme pour le faisceau médian d'une feuille quelconque.

A la base de la piléole, deux nouvelles ébauches de tissu procambial apparaissent ensuite, sur le même niveau que la première, mais sans rapport initial avec le cordon de l'écusson ; très rapidement d'ailleurs, la différenciation procambiale ultérieure s'effectue de façon à établir ce rapport, en même temps que, d'autre part, les cordons s'allongent vers le sommet de la piléole. Le raccord latéral d'un cordon piléolaire, lequel est simple à son origine comme le cordon scutellaire, avec ce dernier, ne présente pas la bifurcation qu'il offrira plus tard, quand il sera devenu un faisceau libéroligneux. Après que ce raccordement est effectué, on peut encore juger de l'âge relatif des diverses parties d'un cordon piléolaire par leur développement relatif (fig. 12, I et 25 à 70).

c) *Conclusions du Chapitre V*

En confrontant les résultats de cette étude ontogénique avec la théorie d'E. Sargant et A. Arber, on peut donc conclure :

1° Que le faisceau libéroligneux de l'écusson ne peut être le prolongement des faisceaux de la piléole, puisque les cordons procambiaux qui donnent naissance à ceux-ci sont d'apparition postérieure au cordon d'où dérive celui-là ;

2° Que le pont libéroligneux AB (fig. 11, H) ne peut être considéré comme le résultat d'une différenciation secondaire, due à des causes physiologiques,

puisque cette portion de faisceau préexiste, à l'état procambial, au raccord latéral des faisceaux piléolaires sur celui de l'écusson.

En définitive, ni l'observation directe de certains faits qui devraient être conformes à l'hypothèse (courbure au sommet des faisceaux piléolaires), ni l'étude anatomique comparée des fusions latérales de faisceaux libéroligneux, ni l'étude ontogénique de l'appareil conducteur cotylédonaire, ne permettent d'accepter la théorie des deux auteurs anglais.

L'étude ontogénique conduit, au contraire, à regarder l'appareil conducteur cotylédonaire comme formé de trois faisceaux indépendants à l'origine et qui sont comparables, par l'ordre de leur différenciation et leur position relative, aux trois faisceaux principaux (médian et latéraux) d'une feuille graminéenne quelconque. Le plan qui contient les portions transverses et les raccords de ces faisceaux est bien un nœud foliaire. Leurs rapports spéciaux, qui sont partout les mêmes au début, tiennent évidemment à ce que les courants liquides s'opèrent : 1° pendant la différenciation de l'embryon, à partir de l'écusson vers les autres organes en voie de formation, vers la première racine d'une part, vers la piléole d'autre part ; 2° pendant la germination, à partir de l'écusson et également à partir de la première racine vers les autres organes en voie d'accroissement. Ces rapports peuvent être altérés dans la suite si une zone d'accroissement intercalaire s'établit secondairement dans l'embryon, à la base même de la piléole (fig. 12, J), et écarte celle-ci de sa situation primitive par rapport à l'écusson. Le mésocotyle qui en dérive est bien un nœud allongé, comme le pensa d'abord Van Tieghem (1872).

D'après ce qui précède, le cotylédon fonctionnel des Graminées ne peut donc résulter de la fusion de deux cotylédons unifasciculés de Dicotylédones, comme le voulaient E. Sargent et A. Arber, et leur théorie de la syncotylie est à rejeter en ce qui concerne les Graminées.

CHAPITRE VI. — CONCLUSIONS DE LA TROISIÈME PARTIE

L'embryon des Graminées est dicotylé avec hétérocotylie. Une seule des feuilles cotylédonaire est fonctionnelle ; elle comprend les parties nommées écusson et piléole par les morphologistes descripteurs. Elle est alterne-distique avec la première feuille végétative. De même que toute autre feuille chez les Graminées s'insère sur tout le pourtour de la tige, la feuille cotylédonaire fonctionnelle s'insère sur tout le pourtour de l'axe embryonnaire. Son organisation libéroligneuse s'édifie comme celle d'une feuille graminéenne quelconque, mais, seuls, les trois faisceaux principaux se différencient.

Une autre feuille cotylédonaire, plus ou moins complètement atrophiée, est présente chez beaucoup de Graminées, sans y jouer un rôle apparent : c'est l'organe appelé lobule ou épiblaste. Elle est alterne-distique avec la feuille cotylédonaire fonctionnelle : c'est la première feuille de la plante. Mais elle paraît réduite à la partie médiane d'une feuille graminéenne typique, à celle qui correspond à l'écusson.

Par ses principaux caractères morphologiques, anatomiques et ontogéniques, la feuille cotylédonaire fonctionnelle se rapproche le plus d'une glumelle inférieure aristée comme celle du genre *Aira* : l'écusson est homologue de l'arête, la piléole est homologue de la partie de la glumelle située au-dessus de l'insertion de l'arête.

De même que pour la glumelle, et pour des raisons analogues, l'homologie ne peut être soutenue entre l'écusson et la piléole du cotylédon d'une part, et le limbe et la ligule d'une feuille végétative d'autre part.

On ne peut arguer de l'existence de piléoles fourchues, comme l'a fait Worsdell (1916) par exemple, pour prouver que la piléole est une ligule, car il faudrait prouver au préalable que la ligule est équivalente à une paire de stipules et, d'autre part, ainsi que Weatherwax (1920) l'a fait remarquer, la furcation n'est ici qu'un phénomène tardif dû à des déchirures mécaniques. On peut constater, comme l'a souligné également Weatherwax (1920), qu'il n'y a aucune correspondance entre le développement de la ligule dans les feuilles végétatives et celui de la piléole dans le cotylédon, etc.

Avec son sommet divisé, le cotylédon représente, comme la glumelle inférieure aristée, un état ancestral de la feuille graminéenne, état qui se rapproche le plus de la composition habituelle d'une feuille chez les Dicotylédones, parmi lesquelles il faut vraisemblablement chercher l'ancêtre lointain des Graminées.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Par l'examen attentif des faits nouveaux acquis au cours de ces recherches, surtout dans le domaine de l'anatomie ontogénique, par la discussion, appuyée sur les principes les mieux établis du transformisme, des théories d'ensemble et des interprétations de détail antérieurement émises pour expliquer la feuille des Graminées, j'ai été conduit à une conception, nouvelle en beaucoup de points, dont il me reste à faire un exposé synthétique.

La feuille cotylédonaire fonctionnelle (écusson et piléole) et la glumelle inférieure aristée à sa base (comme dans le genre *Aira*) correspondent au type primitif de la feuille chez les Graminées : l'écusson et l'arête sont homologues entre eux et représentent un limbe très réduit de Dicotylédones (ou au moins la partie médiane d'un tel limbe), comme en offrent souvent les bractées et les écailles pérulaires dans ce groupe de plantes ; la piléole et la partie de la glumelle située au-dessus de l'insertion de l'arête sont, de même, homologues entre elles et représentent deux stipules (ou plus généralement deux lobes latéraux de limbe de Dicotylédones, ces deux pièces étant plus ou moins connées comme il arrive assez souvent dans ce dernier groupe de plantes.

La réduction considérable du limbe tient, dans tous les cas envisagés ci-dessus, aussi bien pour les Dicotylédones que pour les Graminées, à la perte rapide du pouvoir méristématique du point végétatif terminal. Celui-ci parvient encore néanmoins à produire sur ses flancs deux points végétatifs secondaires et, aux trois lobes principaux qui en résultent (un lobe médian, deux lobes latéraux) correspondent trois faisceaux libéroligneux principaux (un faisceau médian, deux faisceaux latéraux) dans l'appareil conducteur foliaire.

La croissance ultérieure d'un organe dont le sommet végétatif est ainsi rapidement frappé de déchéance ne peut plus s'effectuer que par l'intervention du mode d'accroissement intercalaire ; outre l'accroissement intercalaire dispersé, auquel peuvent prendre part individuellement tous les éléments cellulaires de l'organe, des zones méristématiques intercalaires se constituent, qui toutes marquent une tendance à s'étendre latéralement. Localisées à la base de chaque lobe, elles ont pour unique effet de les allonger plus ou moins, de façon indépendante. Si l'une s'établit ensuite dans le soubassement commun aux deux lobes latéraux, elle les rend connés, soit seulement du côté du lobe

médian et en avant de lui (glumelle d'*Aira*), soit à la fois de ce même côté et du côté opposé, vers les marges de la feuille (piléole du cotylédon). Qu'une zone méristématique intercalaire nouvelle intervienne enfin dans le soubassement commun aux trois lobes, et il en résulte une feuille pourvue, au-dessous de sa portion lobée, d'une portion indivise plus ou moins allongée, homologue de la gaine des Dicotylédones (glumelle inférieure aristée d'*Avena* : celle-ci correspond donc à une feuille complète de Dicotylédones, mais telle qu'elle se présente habituellement dans une bractée ou une écaille pérulaire).

L'élargissement latéral de la base d'insertion foliaire, dû à cette tendance commune aux zones méristématiques intercalaires basales, se fait soit de proche en proche, à partir du faisceau libéroligneux médian et symétriquement par rapport à lui seul, soit symétriquement par rapport aux deux faisceaux libéroligneux latéraux : s'il se différencie de nouveaux faisceaux libéroligneux dans la feuille considérée, ils apparaissent sur l'arc foliaire suivant deux modes correspondants, dont j'ai trouvé les types respectivement dans les genres *Oryza* et *Dactylis* ; le premier de ces modes se rapproche le plus de celui qu'on observe dans la feuille des Dicotylédones et paraît être le plus archaïque.

L'évolution ultérieure de la feuille, chez les Graminées, a été commandée par une diminution de plus en plus accentuée de l'activité méristématique apicale, contrebalancée par une exagération de plus en plus prononcée de l'activité méristématique intercalaire basale. Or, c'est de la première que dérive la complication dans la forme d'ensemble de la feuille ; la seconde a principalement pour effet d'allonger l'organe et de paralléliser tous les tissus. La forme engainante et la nervation parallèle sont la conséquence finale de cette évolution dans le mode de développement. On trouve dans les glumelles inférieures tous les passages entre la feuille à sommet encore trilobé comme à l'origine et la feuille à sommet simple. Les glumes, les bractées d'inflorescence lorsqu'elles existent, correspondent en général à ce dernier stade d'évolution. Parmi ces bractées, celles qui atteignent une longueur notable ont tous les caractères du limbe de la feuille végétative, organe qui doit leur être assimilé.

Le limbe de la feuille végétative des Graminées est donc homologue d'une gaine de Dicotylédone : c'est un phyllode au sens large du mot, tel qu'il a été récemment employé par Agnès Arber (1918). Mais, à l'opposé de cet auteur, je considère le limbe comme l'organe foliaire primitif par rapport à la gaine et non comme une néoformation au sommet de cette dernière.

L'écusson du cotylédon, l'arête de la glumelle inférieure ne sont aucunement comparables au limbe de la feuille végétative.

Le sens général que je viens d'admettre pour l'évolution foliaire d'où résulte la feuille graminéenne est conforme à celui tracé par Henslow (1893 et 1911) ; je n'accepte cependant pas sa théorie quant à la cause déterminante de cette évolution : l'adaptation au milieu aquatique n'est nullement intervenue pour en produire les premiers stades (passage de la feuille typique des Dicotylédones à la bractée et à l'écaille pérulaire) ; or, les stades suivants ne

sont que l'affirmation et la continuation du même processus, qui paraît bien indépendant de toute adaptation à un milieu déterminé.

Dans la feuille végétative graminéenne, la suite de l'évolution a produit des organes entièrement nouveaux, sans homologues chez les Dicotylédones. Le plus important est la gaine graminéenne : elle résulte d'une zone méristématique supplémentaire établie au-dessous de la base du limbe, dans la tige même, au nœud, et entrant la dernière en fonction. Son activité a déterminé le développement d'une gaine d'abord entièrement close, en forme de fourreau, la base d'insertion foliaire n'ayant encore atteint que la valeur d'une circonférence. Une extension latérale nouvelle de l'insertion foliaire, lui donnant une valeur supérieure à une circonférence et se produisant au moment du soulèvement de la gaine, a provoqué, d'abord seulement dans la partie supérieure de celle-ci, puis, en fin de compte, sur toute sa longueur, la formation d'une gaine ouverte dont les bords se recouvrent.

La théorie d'Eichler, d'après laquelle toutes les bases foliaires et les gaines qui peuvent en dériver seraient homologues, doit donc être rejetée.

À la limite entre la gaine et le limbe, dans la feuille végétative, une prolifération épidermique a engendré la ligule ; à la base du limbe, une zone s'est spécialisée et assure l'épanouissement de cet organe : elle a même pu prendre en dernier lieu l'aspect et le rôle d'un pétiole ; ailleurs, dans les feuilles à gaine ouverte, elle a fourni des appendices latéraux qui contribuent à maintenir ces gaines enroulées autour des organes internes qu'elles doivent protéger.

Ligule, pétiole, appendices latéraux sont, comme la gaine, des organes nouveaux qui, s'ils n'ont pas d'homologues dans la feuille des Dicotylédones, peuvent avoir des analogues par leurs fonctions : la ligule, par exemple, joue sensiblement le même rôle que des stipules ; mais elle ne correspond ni à la piléole de l'écusson, ni à la partie de la glumelle inférieure aristée située au-dessus de l'insertion de l'arête.

Une feuille végétative de Graminée, pourvue de ces divers organes, représente le type le plus compliqué qui ait été atteint dans la famille au cours de l'évolution foliaire. Mais elle ne marque pas le terme de cette évolution : celle-ci a continué en tendant à la simplification du membre.

De même que l'accroissement apical avait peu à peu cédé le pas à des zones d'accroissement intercalaire de plus en plus inférieures, les plus distales d'entre celles-ci ont fini par perdre leur activité fonctionnelle : le limbe, qui en résultait, a donc pu cesser de se développer. Ce fait s'est réalisé surtout à la base des rameaux ; une évolution, parallèle à celle qui avait produit les écailles pérulaires chez les Dicotylédones, entraîne ici la formation de feuilles qui finissent par être réduites à des gaines, et dont la plus inférieure, rendue dissymétrique par sa position et la compression dont elle est l'objet, constitue la préfeuille. Une préfeuille équivalente à une gaine ouverte marque le terme de l'évolution foliaire chez les Graminées. La glumelle supérieure, quoique préfeuille d'un rameau floral, équivaut au limbe et non pas à une gaine ouverte.

Une conséquence importante du transfert progressif des régions méristématiques à partir du sommet des feuilles jusqu'à leur extrême base est intéressante à considérer du point de vue biologique : c'est la protection plus efficace qui en résulte pour ces régions essentielles. Vis-à-vis des facteurs météorologiques (gelées, etc.), vis-à-vis des agents prédateurs (herbivores, etc.), cette particularité correspond certainement à un avantage marqué dans la lutte pour la vie. Les jeunes feuilles des Graminées continuent à croître et à fonctionner sans ralentissement sensible après la suppression de leur portion terminale ; les jeunes feuilles des Dicotylédones sont en général arrêtées dans leur développement par cette opération, et la plante doit attendre la production de feuilles nouvelles pour reprendre son activité première. Momentanément, les Graminées se trouvent donc favorisées par rapport à leurs associées : c'est probablement une des causes de leur prédominance dans les prairies, broutées ou fauchées ; c'est peut-être aussi l'explication de l'importance d'ensemble prise par la famille dans la végétation terrestre actuelle.

Quoi qu'il en soit, cette importance même est, pour la vaste famille des Graminées, ainsi d'ailleurs que son homogénéité, un témoignage de son origine relativement récente. Ces deux caractères s'accordent ainsi avec le sens que j'ai admis pour l'évolution foliaire et s'opposent, au contraire, à la conception phylogénique de Vuillemin : l'intervention de l'accroissement intercalaire basal, et les phénomènes de gamophyllie qui peuvent en résulter, appartiennent à la fin de l'évolution foliaire et non à ses débuts. C'est d'ailleurs ce que l'on admet en ce qui concerne la fleur : par exemple, les Gamopétales sont universellement considérées comme représentant un stade d'évolution plus avancé que les Dialypétales.

La théorie phylogénique de Lignier reste donc la plus satisfaisante, et les résultats du présent travail peuvent être regardés comme l'extension de cette théorie aux Angiospermes, extension que Lignier n'avait pas entreprise.

Si l'évolution foliaire s'est faite, en général, des Dicotylédones aux Monocotylédones, comment a pu s'effectuer, en particulier, le passage de l'état dicotylédoné à l'état monocotylédoné pour l'embryon. Chez les Graminées, j'ai été amené à conclure que la feuille cotylédonaire, constituée par l'écusson et la piléole, représentait une feuille unique, et non pas deux feuilles coalescentes comme l'ont prétendu Ethel Sargent et Agnès Arber (1915) pour que les Graminées ne dérogent pas à la théorie générale de la syncotylie chez les Monocotylédones. J'ai été conduit, également, à voir dans le lobule ou épiblaste une autre feuille cotylédonaire, plus ou moins atrophiée, et qui serait la première feuille de la plante. Ce cotylédon avorté pourrait représenter l'état cotylédonaire primitif, celui qui est réalisé chez les Dicotylédones ; la feuille suivante, par accélération embryogénique, présente déjà, au contraire, avec sa base d'insertion entourant complètement la tige, le type foliaire général de la famille ; l'opposition des deux premières feuilles devient donc impossible et la seconde, seule, conserve les fonctions cotylédonaires. Il y aurait donc hétéro-

cotylie, non seulement aux sens morphologique et physiologique du mot, mais encore au sens phylogénique, et la famille des Graminées offrirait tous les stades de réduction jusqu'à l'état monocotylé parfait.

Si la théorie d'Ethel Sargent est inapplicable aux Graminées, si le cotylédon graminéen est bien une feuille unique, si, d'autre part, les relations qu'Ethel Sargent et Agnès Arber ont cherché à établir entre ce cotylédon et celui des autres Monocotylédones ont une valeur réelle, n'en faut-il pas conclure que la théorie tout entière de la syncotylie doit en être singulièrement ébranlée ?

Aussi, me paraît-il nécessaire de reprendre l'étude de la feuille dans les autres familles de Monocotylédones en la conduisant dans le même esprit que l'étude dont je viens d'exposer les résultats. Si les recherches futures confirment ces derniers, si l'avenir justifie les conclusions que j'en ai déduites, on peut entrevoir des conséquences importantes de leur application à la classification.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. ARBER (Agnès). — The phyllode theory of the monocotyledonous leaf, with special reference to anatomical evidence (Ann. of Bot., t. XXXII, 1918, p. 465).
2. BOWER. — On the comparative morphology of the leaf in the Vascular Cryptogams and Gymnosperms (Phil. Trans. of the Roy. Soc. of London, t. CLXXV, 1884, part II, p. 565).
3. — On leaf-architecture as illuminated by a study of Pteridophyta (Trans. Roy. Soc. Edin., vol. LI, 1916, part III, p. 657).
4. BRAVAIS (L. et A.). — Essai sur la disposition symétrique des inflorescences (Ann. Sc. nat., 2^e série, Bot., t. VII, 1837, p. 193).
5. BRUNS. — Der Grasembryo (Flora, t. LXXVI, 1892, p. 1).
6. BUGNON (P.). — Sur l'emploi d'encre commerciales en histologie végétale (Comptes rendus Ac. Sc. Paris, t. CLIX, 1919, p. 1051).
7. — Origine des faisceaux libéroligneux transverses formant un lacis aux nœuds des Graminées (Comptes rendus Ac. Sc. Paris, t. CLXX, 1920, p. 671).
8. — Dans la tige des Graminées, certains faisceaux libéroligneux longitudinaux peuvent être des faisceaux gemmaires (*Ibid.*, p. 1201).
9. — Causes du parcours transversal des faisceaux libéroligneux aux nœuds des Graminées (*Ibid.*, t. CLXXI, p. 673).
10. CELAKOVSKY. — Ueber die Homologien des Grasembryos (Botan. Zeit., 1897, p. 141).
11. CHAMBERLAIN. — Methods in plant histology, 3^e édit., 1915.
12. CHAUVEAUD. — L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution (Ann. Sc. nat., 9^e série, Bot., t. XIII, 1911, p. 113).
13. — Les Monocotylédones et les Dicotylédones possèdent le même type vasculaire (Bull. Soc. Bot. de Fr., t. LXVI, 1919, p. 373).
14. CHRYSLER. — The nodes of Grasses (The Bot. Gaz., t. XLI, 1906, p. 1).
15. CLAUSON. — Observations sur la gaine et la vernation dans la famille des Graminées (Bull. Soc. Bot. de Fr., t. VI, 1859, p. 199).
16. CLOS. — Des éléments morphologiques de la feuille chez les Monocotylés (Mém. Ac. Sc., Inscript. et B.-L. de Toulouse, 7^e sér., t. VII, 1875, p. 305).
17. COLOMB. — Recherches sur les stipules (Ann. Sc. nat., 7^e série, Bot., t. VI, 1887, p. 1).

18. COSSON. — Classification des espèces du genre *Avena* du groupe de l'*Avena sativa* (*Avena*, sect. *Avenatypus*), et considérations sur la composition et la structure de l'épillet dans la famille des Graminées (Bull. Soc. Bot. de Fr., t. I, 1854, p. 11).
19. — Note sur la stipule et la préfeuille dans le genre *Potamogeton*, et quelques considérations sur ces organes dans les autres Monocotylées (Bull. Soc. Bot. de Fr., t. VII, 1860, p. 715).
20. COULTER. — The origin of monocotyledony. II. Monocotyledony in Grasses (Ann. of the Missouri Bot. Gard., t. II, 1915, p. 175).
21. DAUBENTON. — Observations sur l'organisation et l'accroissement du bois (Mém. Ac. Sc. pour 1790, Paris, 1797, p. 665).
22. DE CANDOLLE (A.-P.). — Théorie élémentaire de la botanique, 2^e édit., 1819.
23. — — — Organographie végétale, t. I, 1827.
24. DEINEGA. — Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte des Blattes und der Anlage der Gefässbündel (Flora, t. LXXXV, 1898, p. 439).
25. DESFONTAINES. — Mémoire sur l'organisation des Monocotylédons ou plantes à une feuille séminale (Mém. de l'Inst., Paris, 1798, p. 478).
26. DOMIN. — Morphologische und phylogenetische Studien über die Stipularbildungen (Ann. Jard. Bot. de Buitenzorg, 2^e sér., t. IX, 1911, p. 117).
27. DUCHARTRE. — Eléments de botanique, 2^e édit., 1877 ; 3^e édit., 1885).
28. DUTAILLY. — Sur la préfeuille des Graminées (Bull. Soc. Linn. de Paris, 1879, p. 213).
29. DUVAL-JOUVE. — Sur les feuilles et les nœuds de quelques Graminées (Bull. Soc. Bot. de Fr., t. XVI, 1869, p. 106).
30. — Etude anatomique de l'arête des Graminées (Mém. Ac. Sc. et L. de Montpellier, t. VIII, 1872, p. 33).
31. — Histotaxie des feuilles de Graminées (Ann. Sc. nat., 6^e sér., Bot., t. I, 1875, p. 294).
32. EICHLER. — Zur Entwicklung des Blattes mit besonderer Berücksichtigung der Nebenblattbildungen, 1861.
33. ENDLICHER. — Genera plantarum..., 1836-1850.
34. FALKENBERG. — Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotyledonen, 1876.
35. GABELLI. — Considerazioni sulla nervazione fogliare parallela (Malpighia, t. IX, 1895, p. 356).
36. GERMAIN DE SAINT-PIERRE. — Nouveau Dictionnaire de Botanique, 1870.
37. GLÜCK. — Die Stipulargebilde der Monocotyledonen, 1901.
38. GODRON. — Etudes morphologiques sur la famille des Graminées (Revue des Sc. nat., t. VII, 1879, p. 396).
39. — Les bourgeons axillaires et les rameaux des Graminées (*Ibid.*, 1880).
40. GOEBEL. — Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane (Schenk's Handbuch der Botanik, III, 1884, p. 1).
41. — Organographie der Pflanzen, 1898-1901.

42. GRAVIS. — Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Tradescantia virginica* L., 1898.
43. HACKEL. — Gramineæ (in Die naturl. Pflanzenfam. d'Engler et Prantl, 1887).
44. HALLIER. — Beiträge zur Morphogenie der Sporophylls und des Trophophylls in Beziehung zur Phylogenie der Kormophyten (Jahrb. Hamburg. wiss. Anst., XIX, 1903, 3. Beiheft, p. 4).
45. HANSTEIN. — Die Entwicklung des Keimes der Monokotylen und Dikotylen (Botan. Abhandl., t. I, 1870).
46. HENSLOW. — A theoretical origin of Endogens from Exogens through self-adaptation to an aquatic habit (The Journal of the Linn. Soc., Bot., t. XXIX, 1893, p. 485).
47. — The origin of Monocotyledons from Dicotyledons. through self-adaptation to a moist or aquatic habit (Ann. of Bot., t. XXV, 1911, p. 717).
48. HILL. — The morphology and seedling structure of the geophilous species of *Peperomia*, together with some views on the origin of Monocotyledons (Ann. of Bot., t. XX, 1906, p. 395).
49. HOFMEISTER. — Handb. der physiol. Bot., 1868.
50. JUSSIEU (A.-L. de). — Genera plantarum..., 1789.
51. KUNTH. — Enumeratio plantarum..., 1833-1850.
52. LE MAOUT et DECAISNE. — Traité général de botanique descriptive et analytique, 2^e édit., 1876.
53. LESTIBOUDOIS. — Phyllotaxie anatomique ou Recherches sur les causes organiques des diverses distributions des feuilles (Ann. Sc. nat., 3^e sér., Bot, t. X, 1848, p. 15).
54. LIGNIER. — Equisétales et Sphénophyllales. Leur origine flicinéenne commune (Bull. Soc. Linn. Norm., 5^e sér., 7^e vol., 1903).
55. — Essai sur l'évolution morphologique du règne végétal (Compte rendu 37^e Sess. Ass. Fr. Av. Sc, 1908, Notes et mémoires, p. 530). (Réimprimé avec note supplémentaire dans le Bull. Soc. Linn. Norm., 6^e sér. t. III, 1908-1909, 2^e part., p. 35).
56. — Titres et travaux scientifiques, 1914.
57. LOTSY. — Vorträge über botanische Stammesgeschichte, 3^e vol., 1^{re} part., 1911.
58. MANSION. — Contribution à l'anatomie des Renonculacées. Le genre *Thalictrum* (Arch. de l'Inst. Bot. de l'Univers. de Liège, t. 1, 1897).
59. MERCKLIN. (DE). — Observations sur l'histoire du développement des feuilles (Ann. Sc. nat., 3^e sér., Bot., t. VI, 1846, p. 215).
60. MICHEELS. — Contribution à l'étude anatomique des organes végétatifs et floraux chez *Carludovica plicata* Kl. (Arch. de l'Inst. Bot. de l'Univers. de Liège, t. II, 1900).
61. MOHL (H. von). — De structura Palmarum, 1824.
62. NAUDIN. — Résumé de quelques observations sur le développement des organes appendiculaires des végétaux (Ann. Sc. nat., 2^e sér., Bot., t. XVIII, 1842, p. 360).

63. PALISOT DE BEAUVOIS. — Essai d'une nouvelle Agrostographie, 1812.
64. PAX. — Allg. Morph. d. Pflanzen, 1890.
65. PÉE-LABY. — Etude anatomique de la feuille des Graminées de France (Ann. Sc. nat., 8^e sér., Bot., t. VIII, 1898, p. 227).
66. PLOWMAN. — The celloïdin method with hard tissues (Bot. Gaz., t. XXXVII, 1904, p. 456).
67. POTONIÉ. — Die Herkunft des Blattes (Deutsche Bot. Monatschrift, t. XV, 1897).
68. QUEVA. — Caractères anatomiques de la tige des Dioscorées (Comptes rendus Ac. Sc. Paris, t. CXVII, 1893, p. 295).
69. SAINT-HILAIRE (A. DE). — Leçons de botanique, 1840.
70. SARGANT (Ethel). — A theory of the origin of Monocotyledons founded on the structure of their seedlings (Ann. of Bot., t. XVII, 1903, p. 1).
71. — Reconstruction of a race of primitive Angiosperms (Ann. of Bot., t. XXII, 1908, p. 121).
72. — and ARBER (Agnès). — The comparative morphology of the embryo and seedling in the Gramineæ (Ann. of Bot., t. XXIX, 1915, p. 161).
73. SCHLEIDEN. — Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik, 1843 ; 2^e édit., 1846.
74. SCHLICKUM. — Morphologischer und anatomischer Vergleich der Kotyledonen und ersten Laubblätter der Keimpflanzen der Monocotylen (Biblioth. Bot., t. VI, 1896).
75. SONNTAG. — Ueber Dauer des Scheitelwachstums und Entwicklungsgeschichte des Blattes (Jahrbücher für wiss. Bot., t. XVIII, p. 236).
76. STRASBURGER. — Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, 1891.
77. TANSLEY. — Lectures on the evolution of the filicinean vascular system, 1908.
78. TRÉCUL. — Mémoire sur la formation des feuilles (Ann. Sc. nat., 3^e sér., Bot., t. XX, 1853, p. 235).
79. — Formation des feuilles et ordre d'apparition de leurs premiers vaisseaux chez les Graminées (Comptes rendus Ac. Sc. Paris, t. LXXXVII, 1878, p. 1008).
80. TURPIN. — Mémoire sur l'inflorescence des Graminées et des Cypérées... (Mém. du Museum d'Hist. nat., 1819, p. 426).
81. VAN TIEGHEM. — Recherches sur la structure des feuilles des Monocotylédones (Comptes rendus Ac. Sc. Paris, t. LXVIII, 1869, p. 981).
82. — Observations anatomiques sur le cotylédon des Graminées (Ann. Sc. nat., 5^e sér., Bot., t. XV, 1872, p. 236).
83. — Traité de botanique, 1884 ; 2^e édit., 1891.
84. — Morphologie de l'embryon et de la plantule chez les Graminées et les Cypéracées (Ann. Sc. nat., 8^e sér., t. III, 1897, p. 258).
85. VOLKART und KIRCHNER. — Lebensgesch. Blütenpfl. Mitteleur., 1908.
86. VUILLEMIN. — Les unités morphologiques en botanique (Compte rendu 13^e Sess. Ass. Fr. Av. Sc., 1886, p. 514).
87. — A propos d'une récente communication de M. Colomb (Bull. Soc. Bot. Fr., t. XXXIV, 1887, p. 141).

88. VUILLEMIN. — Le placenta. Sa nature ligulaire (Bull. Soc. Bot. Fr., t. LXII, 1915, p. 42).
 89. WEATHERWAX. — Position of scutellum and homology of coleoptile in Maize (The Bot. Gaz., t. LXIX, 1920, p. 109).
 90. WETTSTEIN. — Handbuch der systematischen Botanik, 2^e vol., 1903-1908.
 91. WORSDELL. — The morphology of the monocotyledonous embryo and of that of the Grass in particular (Ann. of Bot., t. XXX, 1916, p. 509).
-

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

GÉOGRAPHIE PHYSIQUE. — Le Littoral de la Normandie.

ZOOLOGIE. — Développement des Méduses acraspèdes.

Vu et approuvé :

Paris, le 13 mai 1921.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

M. MOLLIARD.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

P. APPELL.

Caen. — Imprimerie E. LANIER, 31, boulevard Bertrand

